ORSAY
N° d'ordre : 2495

THESE

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

pour obtenir le grade de
DOCTEUR ES-SCIENCES

par
Yves SAVIDAN

NATURE ET HÉRÉDITÉ DE L'APOMIXIE CHEZ *PANICUM MAXIMUM* JACQ.

Soutenue le 29 septembre 1981 devant la Commission d'Examen :

MM. NOZERAN ..... Président
COMBES ..... Rapporteur
CAMUS
HARLAN
MOUNOLOU
PERNES } Examinateurs

UNIV.
LIBRARY
1958

ORSAY
n° d'ordre: 2495

THESE
présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

pour obtenir le grade de
DOCTEUR ES-SCIENCES
par

Yves SAVIDAN

NATURE ET HÉRÉDITÉ DE L'APOMIXIE CHEZ PANICUM MAXIMUM JACQ.

Soutenue le 29 Septembre 1981 devant la commission d'examen

M. NOZERAN	Président
M. COMBES	Rapporteur
MM. CAMUS	Examinateurs
HARLAN	
MOUNOLOU	
PERNÈS	

REMERCIEMENTS

Le présent mémoire a été présenté le 29 Septembre 1981 à l'Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, pour l'obtention du grade de Docteur es-Sciences, devant une commission d'examen composée de MM. Nozeran, professeur à l'Université de Paris-Sud, Président; Combes, professeur à l'Université de Pau, rapporteur; Camus, Directeur Général de l'ORSTOM; Harlan, professeur à l'Université de Urbana (Illinois, USA); Mounolou et Pernès, professeurs à l'Université de Paris-Sud.

Je suis particulièrement reconnaissant envers Jean Pernès, initiateur de ce programme, qui a par la suite assuré avec efficacité un rôle de conseiller et de stimulateur.

En dehors des personnalités qui ont bien voulu accepter de juger ce travail, il me faut remercier également M. Stebbins, professeur à l'Université de Californie (USA), M. Nogler, de l'ETH Zürich (Suisse), et André Charrier, Directeur de recherchès de l'ORSTOM, qui ont bien voulu lire ce mémoire et me faire part de leurs suggestions.

Mes remerciements s'adressent encore à tous mes collègues de Côte d'Ivoire, et plus particulièrement à Ernest Anon-Amon, pour son assistance technique.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547326_0023

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION 5

1. Définitions 5
2. Les études sur l'espèce *Panicum maximum* 7
   1. Les travaux de Warmke
   2. Le programme *Panicum* de l'ORSTOM
3. L'hérédité de l'apomixie chez les plantes supérieures. 17
   1. De Mendel à Stebbins
   2. Les graminées intertropicales (Panicoïdées)
   3. Autres résultats
   4. La position du *Panicum maximum*

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES 29

1. Les structures sexuées de départ 29
2. Les apomictiques 30
3. Les méthodes d'hybridation 35
4. De la graine à la plante 39
5. Les nombres chromosomiques 42
6. Les modes de reproduction 42

III. NATURE DE L'APOMIXIE DU *PANICUM MAXIMUM* 47

1. Dimorphisme gamétophytique et structure des ovules .. 47
2. Critère cytologique et critère morphologique 56
3. Origine de la polyploïdisation 62
4. Haploïdisation 69
5. Les cycles diploïde-tétraploïde-dihaploïde 76
6. Résumé et conclusions 80

IV. HÉRÉDITÉ DE L'APOMIXIE DU *P. MAXIMUM* 81

1. Hérédité de l'aposporie (présence-absence de sacs à 4) 81
   1. Les croisements étudiés
   2. Les résultats
   3. Résumé et modèles
2. Le taux de sexualité des apomictiques facultatifs .. 110
   1. Hérédité du taux de sexualité
   2. Taux de sexualité et environnement

V. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS 117

1. L'effet du gène A 120
2. Niveau de ploïdie et expression de A 124
3. L'utilisation de l'apomixie en amélioration des plantes 130
   1. Les espèces fourragères apomictiques
   2. Le transfert aux céréales
   3. La synthèse
4. Conclusions 138
   1. Utilisation
   2. Structure et fonctionnement de A

BIBLIOGRAPHIE 143

RESUMÉ 153

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1. DEFINITIONS

Utilisé à l'origine pour regrouper l'ensemble de tous les modes de reproduction asexuée, multiplication végétative incluse (Winkler 1908), le terme d'*apomixie* n'est plus guère employé de nos jours par les spécialistes que pour désigner ceux de ces systèmes de reproduction qui conduisent encore à une graine, qu'on appelait jusqu'alors *agamospermie* (cf. Asker 1979). L'apomixie est donc généralement utilisée pour désigner les différents types d'apomixie gamétophytique d'une part, l'embryonie adventice d'autre part. Le premier terme, *apomixie gamétophytique*, a été introduit par Stebbins (1950) pour représenter l'ensemble des modes de reproduction asexuée se caractérisant, comme les plantes sexuées, par une alternance de générations sporophyte-gamétophyte-sporophyte. Dans les cas d'*embryonie adventice*, la jeune plante est directement issue du sporophyte parental. Ces différents types d'apomixie sont résumés dans la figure 1, réalisée d'après les classifications de Gustafsson (1946) et Stebbins (1950).

L'apomixie gamétophytique peut être diversement réalisée, suivant le processus qui conduit au gamétophyte femelle non réduit. Celui-ci peut en effet avoir pour origine la cellule mère de la mégaspore qui, suite à une méiose anormale ou avortée,

UNIV. LIEGE

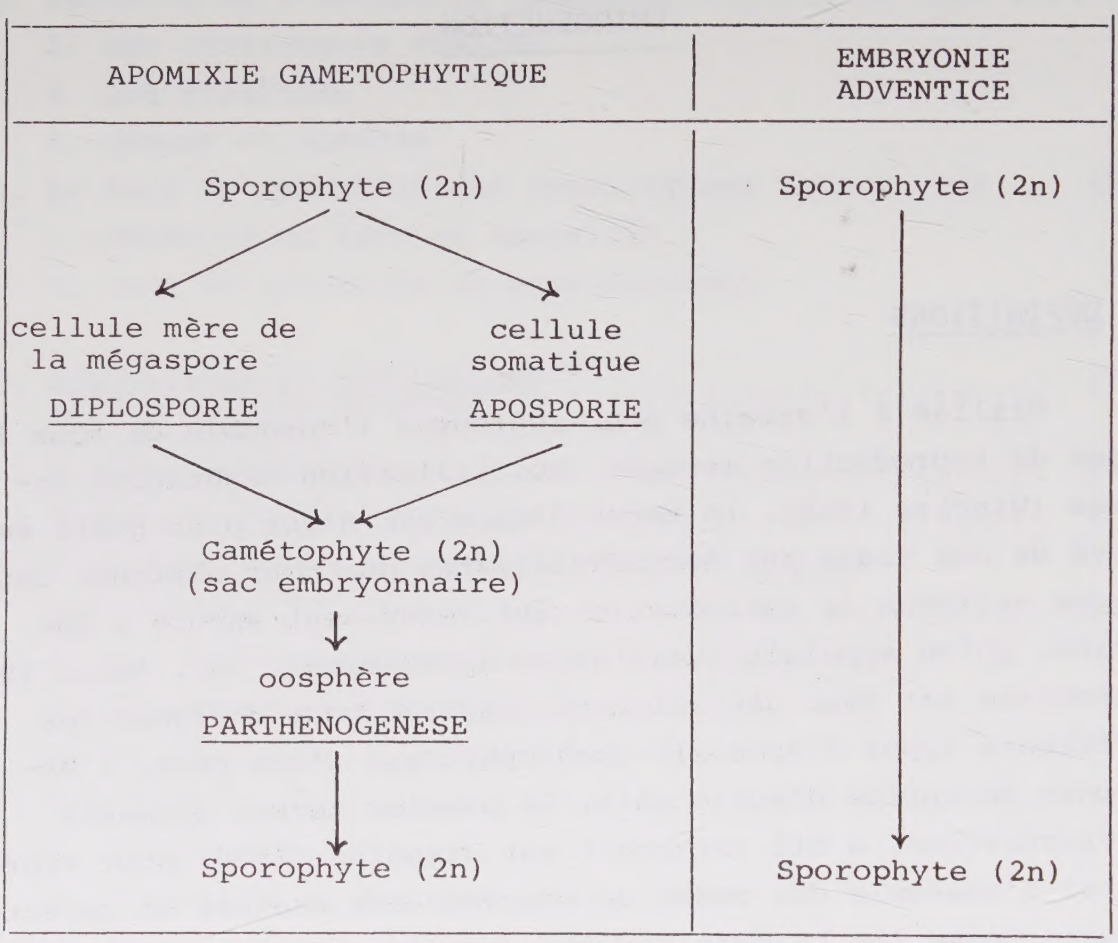


Figure 1. Modalités de réalisation de l'apomixie chez les plantes supérieures, d'après Gustafsson (1946) et Stebbins (1950).

donne un produit non réduit - ces différents processus étant regroupés sous le nom de *diplosporie*. Ou bien le gamétophyte non réduit, après avortement de tous les produits d'une méiose normale, se développe à partir d'une cellule somatique - et on emploie alors le terme d'*aposporie*.

L'importance de ces systèmes de reproduction dans la nature est généralement méconnue. Quelques auteurs ont tenté d'établir des inventaires des familles, genres et espèces possédant des formes apomictiques (voir notamment Gustafsson 1947, Nygren 1954, Veyret 1965). Quoique déjà anciens et certainement très incomplets, ces travaux ont clairement démontré qu'une gamme très large de plantes supérieures pouvait être concernée. L'apomixie gamétophytique est un processus reproductif tout particulièrement fréquent chez les Composées, les Rosacées et les Graminées. Dans cette dernière famille, l'apomixie peut être considérée comme une caractéristique des Panicoidées (Brown et Emery 1958), sous-famille qui comprend toute une série de plantes utiles pour l'alimentation de l'homme (maïs, mil, sorgho, céréales mineures - l'ensemble des millets - et plantes fourragères) (tableau I).

2. LES ETUDES SUR L'ESPÈCE *PANICUM MAXIMUM*

Envisager un programme d'amélioration génétique chez une espèce apomictique comme le *Panicum maximum* relevait, au début des recherches de l'ORSTOM en 1964, du pari. Ce d'autant plus que des tentatives infructueuses avaient déjà été faites par quelques équipes, et que les données préliminaires de Warmke (1951, 1954) et Bogdan (1963) sur la biologie du *Panicum* avaient montré que l'apomixie de cette plante était de type *obligatoire* ou quasi obligatoire, c'est-à-dire sans un taux de sexualité résiduelle suffisant pour une utilisation aux fins d'amélioration.

Tribus	Genres	dans le genre		
		céréales	fourrages	apomixie
Panicées	*Brachiaria*		+	+
	Cenchrus		+	+
	Digitaria	+	+	
	Melinis		+	+
	Panicum	+	+	+
	Paspalum		+	+
	Pennisetum	+	+	+
	Setaria	+	+	+
Andropogonées	*Andropogon*		+	
	Bothriochloa		+	+
	Dichanthium		+	+
	Heteropogon		+	+
	Sorghum	+	+	+
Maydées	*Coix*	+	+	+
	Tripsacum		+	+
	Zea	+	+	
Chloridées	*Chloris*		+	+
	Cynodon		+	
	Eleusine	+		
Eragrostées	*Eragrostis*	+	+	+

Tableau I. Classification simplifiée de la sous-famille des Panicoidées (Graminées) d'après Emberger (1960). L'importance de l'apomixie (troisième colonne) en fait une caractéristique de ce groupe de plantes.

2.1. LES TRAVAUX DE WARMKE

Les analyses réalisées par Warmke (1951, 1954) sur cinq variétés de *Panicum maximum* ont montré que ces plantes étaient des autotétraploïdes, à 32 chromosomes (x=8), avec des méioses irrégulières. Elles se reproduisaient par aposporie et parthénogénèse pseudogame, ce dernier terme indiquant qu'une simple fécondation est à l'origine de l'albumen. De ces analyses, et des observations qu'il devait lui-même réaliser par la suite sur un matériel beaucoup plus varié, Combes (1972) a tiré le schéma présenté dans la figure 2. La graine apomictique y apparaît comme composée d'un embryon (2n) génétiquement identique à la plante mère, et d'un albumen hybride (2n+n).

L'aposporie se traduisait, dans les observations de Warmke, par la différenciation souvent simultanée de plusieurs cellules du nucelle. D'où des ovules à plusieurs sacs embryonnaires (tableau II). Ces gamétophytes d'origine aposporique montraient une structure particulière, à quatre noyaux : une oosphère, deux synergides, et un noyau polaire unique. Ce type de sac, qui apparaît structuralement analogue au type *Oenothera* sans en avoir l'origine réduite, a été décrit pour la première fois dans le genre *Pennisetum* par Narayan (1951). Une première synthèse, réalisée ultérieurement par Brown et Emery (1958), a montré que cette structure était une caractéristique des Panicoidées aposporiques. A côté des sacs à quatre noyaux, les plus nombreux, Warmke a observé d'autres sacs, du type *Polygonum*, à 8 noyaux (Maheshwari 1950), conséquence supposée d'une sexualité résiduelle.

La correspondance entre les observations microscopiques et le comportement des descendances au champ était donc importante, et elle a été étudiée par Warmke sur deux de ses variétés. Largement homogènes, les descendances de ces deux variétés présentaient tout de même quelques types exceptionnels ou hors-types (tableau III). Ces plantes, dont la morphologie

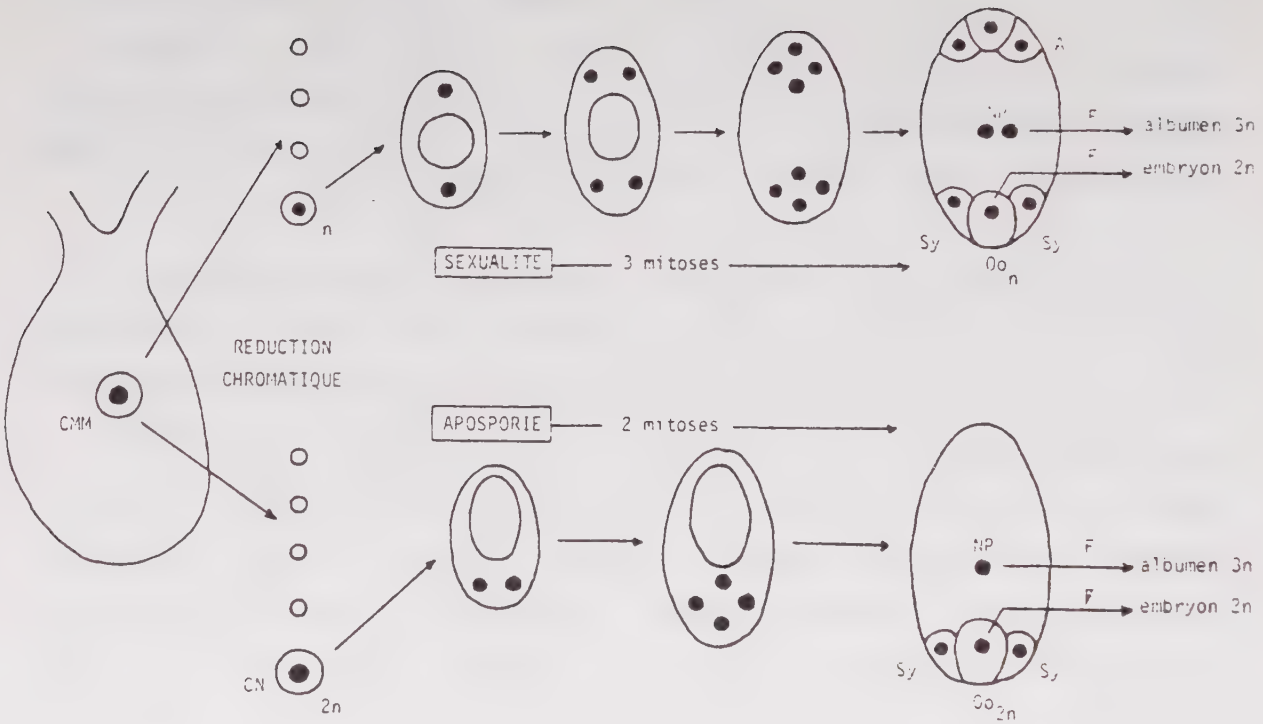


Figure 2. Formation des sacs embryonnaires et des graines chez *Panicum maximum*. CMM: cellule-mère de la mégaspore, CN: cellule du nucelle, A: antipodes, NP: noyaux polaires, Oo: oosphère, Sy: synergides, F: fécondation, F̄: non-fécondation. D'après Combes (1972).

Variétés	nombre d'ovules observés	dont stériles	nb moyen de sacs/ovule	nb de sacs embryonnaires à 4	nb de sacs embryonnaires à 8	apomixie
Common Guinea	115	20	1,26	72	37	facultative
Gramalote	57	7	1,54	75	0	obligatoire
Fine leaf	10	1	1,89	11	3	facultative
Borinquen	16	1	2,27	23	2	facultative
Broad leaf	31	2	3,21	26	3	facultative

Tableau II. Analyse embryologique de cinq variétés de *Panicum maximum* (d'après Warmke 1954).

Variété	descendance		
	nb plantes observées	nb HT	% HT
Common Guinea	2471	93	3,8
Gramalote	1103	14	1,3

Tableau III. Taux de hors-types (HT) de deux variétés de *Panicum maximum* (Warmke 1954).

diffère de celle du type maternel, et surtout par la vigueur, provenaient donc vraisemblablement d'un processus sexué. Mais l'absence de correspondance entre la sexualité telle qu'elle s'observait ainsi au champ et les analyses embryologiques (le taux de hors-types étant toujours beaucoup plus faible) faisait peser un doute sérieux sur l'origine sexuée de tous les sacs à 8 observés, et partant, sur la valeur des analyses embryologiques elles-mêmes.

Le taux de sexualité utilisable pour la réalisation d'hybrides et l'amélioration du *Panicum maximum*, c'est-à-dire le pourcentage de hors-types au champ, était donc très faible. Ce que confirmaient les analyses de Bogdan (1963) sur 9 variétés : cinq d'entre elles étaient apomictiques obligatoires, les quatre autres ayant un taux moyen de sexualité de 1,9 pour cent (taux de hors-types).

2.2. LE PROGRAMME *PANICUM* DE L'ORSTOM

Entre 1964 et 1967, des observations ont été faites parallèlement, sur du matériel végétal introduit à partir de quelques stations agronomiques de la zone intertropicale (154 introductions, dont 101 du continent africain, 28 d'Australie et 13 d'Amérique latine), sur des plantes collectées à l'intérieur de la Côte d'Ivoire (Pernès et al. 1970, Pernès et Combes 1970), et sur des échantillons d'herbier. Ces données préliminaires ont permis de mettre en évidence un centre de diversité important qui ne se trouvait pas en Afrique de l'Ouest comme le nom commun de l'espèce - l'herbe de Guinée - aurait pu le laisser supposer, mais en Afrique de l'Est. C'est ce qui a motivé la première prospection au Kenya et au nord de la Tanzanie.

Le principal résultat de cette prospection, au-delà des 249 échantillons collectés et du polymorphisme ainsi acquis, a été la découverte d'une plante entièrement sexuée. Alors que tous les autres échantillons analysés avaient 32 chromosomes,

cette plante était diploïde, à 16 chromosomes. Tous les ovules observés chez cette plante ne possédaient qu'un seul sac embryonnaire, à 8 noyaux, et la descendance par graines montrait une grande hétérogénéité.

Une deuxième prospection, début 1969, a permis de réé-chantillonner les zones les plus intéressantes recensées lors du premier passage : zone de Korogwe pour le diploïde, mais aussi les zones à *Panicum infestum*, une espèce apparentée donnant des hybrides interspécifiques naturels avec *Panicum maximum*. 156 nouveaux échantillons ont ainsi été collectés, dont 21 diploïdes sexués (Combes et Pernès 1970).

L'espèce *Panicum maximum*, qui comprend à la fois des formes diploïdes sexuées et des formes polyploïdes apomictiques, constitue donc ce que Babcok et Stebbins (1938) ont appelé un *complexe agamique*.

L'ensemble du matériel, introduit et collecté, a été réuni dans une collection vivante, au champ, sur le centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) en avril 1969 (Planche I). Il est aujourd'hui conservé également en chambre froide, sous forme de graines, pour la quasi totalité des échantillons d'Afrique de l'Est. C'est ce matériel végétal qui a servi de support aux différentes analyses morphologiques, cytogénétiques et embryologiques, bases des deux thèses déjà présentées, en aboutissement à ce programme, par Pernès (1972) et Combes (1972). Parmi les résultats obtenus par ce dernier, il est nécessaire de résumer ici ceux qui concernent les analyses méiotiques.

Les tétraploïdes apomictiques ont généralement des appariements beaucoup plus réguliers qu'indiqué par Warmke (1951). Au vu de l'ensemble des résultats de Combes, on peut considérer que les formes apomictiques sont largement autotétraploïdes. L'exception pourrait être constituée par les descendants d'hybrides interspécifiques naturels, collectés en Tanzanie et

Vue générale de la collection de *Panicum maximum* installée sur le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). En 1980, cette collection comprend 317 entrées provenant de prospections en Afrique de l'Est, 132 autres introductions diverses, et près de 200 hybrides apomictiques et sexués créés sur la station.

appelés *types C*, dont certains ont montré une fréquence élevée de cellules à 16 bivalents.

Au niveau diploïde, les échantillons sexués rapportés d'Afrique de l'Est ont tous des méioses régulières, à 8 bivalents. Les premiers dihaploïdes étudiés par Combes dans des descendances de types C ont également montré des méioses étonnamment régulières. Le tableau IV décrit les comportements méiotiques de quelques plantes représentatives à partir des travaux de Combes (1972) (Planches II et III).

D'autres résultats des travaux de Combes et Pernès se trouveront tout naturellement rappelés, au fil de ce mémoire, en appui à notre argumentation.

La conséquence immédiate, et la plus spectaculaire aussi, de la découverte de la sexualité chez *Panicum maximum*, a été la possibilité nouvelle d'hybridation. La création de types recombinés résultat de l'association de caractéristiques jusqu'alors figées dans des formes apomictiques différentes était désormais envisageable.

Le premier diploïde collecté, l'échantillon K189, a été doublé par un traitement à la colchicine, pour donner le clone K189.T mentionné dans le tableau IV, entièrement sexué lui aussi. Cette conservation de la reproduction sexuée après traitement à la colchicine semble être un phénomène assez général (voir par exemple Gerstel et Mishanec 1950, Burton et Forbes 1960). Dans le cas des *Panicum*, une première descendance a été obtenue par Combes et Pernès en 1971, composée de six plantes de phénotype hybride, produits d'un croisement K189.T x G23, dans lequel le clone apomictique provenait du Malawi. Trois de ces plantes avaient un comportement apomictique, deux étaient sexuées, et la sixième était stérile. Ainsi donc il était possible, par un croisement sexué x apomictique, d'obtenir des hybrides se reproduisant soit par apomixie, soit par sexualité.

N°	origine	nb cel.		I	II	III	IV
267°	Côte d'Ivoire	88	$\bar{x}$	0,22	8,59	0,12	3,56
			ec.	0-2	0-16	0-1	0-8
			mode	0	10	0	3
353	Togo	104	$\bar{x}$	1	7,97	0,21	3,61
			ec.	0-8	1-16	0-2	0-7
			mode	0	8	0	4
Type C	Tanzanie	54	$\bar{x}$	0,09	11,60	0,02	2,17
			ec.	0-2	2-16	0-1	0-7
			mode	0	12	0	2
DHS 2°°	4x typeC → 2x	64	$\bar{x}$	0,98	7,31	0,11	0,02
			ec.	0-4	5-8	0-2	0-1
			mode	0	8	0	0
K189.T+	Tanzanie	51	$\bar{x}$	0,20	12,74	0,39	1,55
			ec.	0-3	10-16	0-1	0-3
			mode	0	14	0	1
T44.T+	Tanzanie	122	$\bar{x}$	0,34	12,52	0,08	1,59
			ec.	0-4	6-16	0-1	0-5
			mode	0	14	0	1

° type voisin du "Common guinea"
°° dihaploïde stérile issu de type C
+ sexué autotétraploïde artificiel

Tableau IV. Comportement méiotique de quelques *Panicum maximum*, d'après les analyses de Combes (1972).

PLANCHE II

Méioses de plantes diploïdes. En haut, diploïde K189, originaire de Korogwe. En bas, dihaploïde stérile issu d'hybride interspécifique. Les méioses de plantes à 16 chromosomes sont très généralement régulières, à 8 bivalents.
(Photos D. Combes)

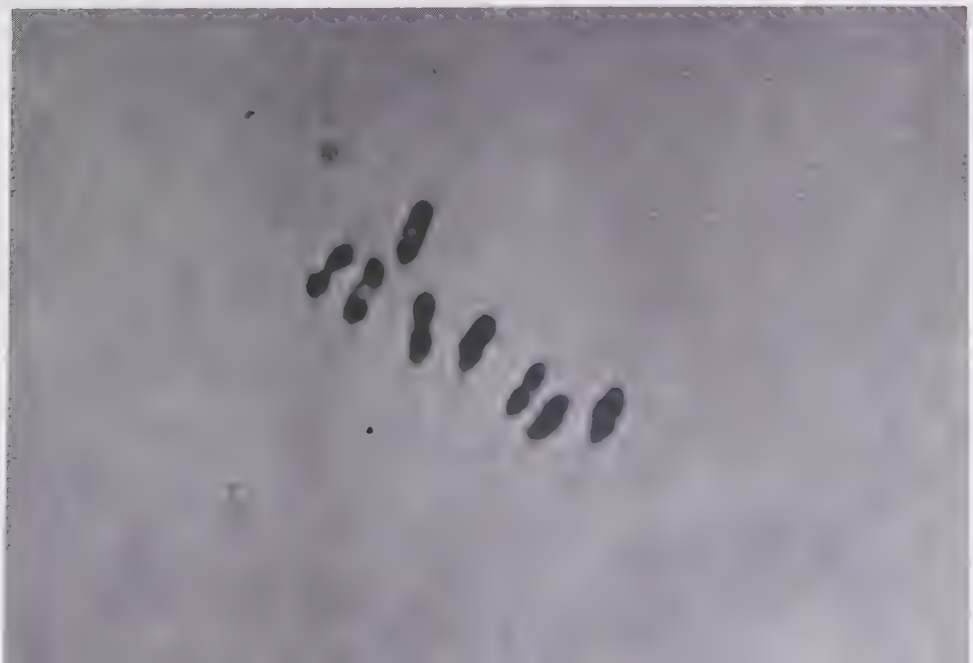
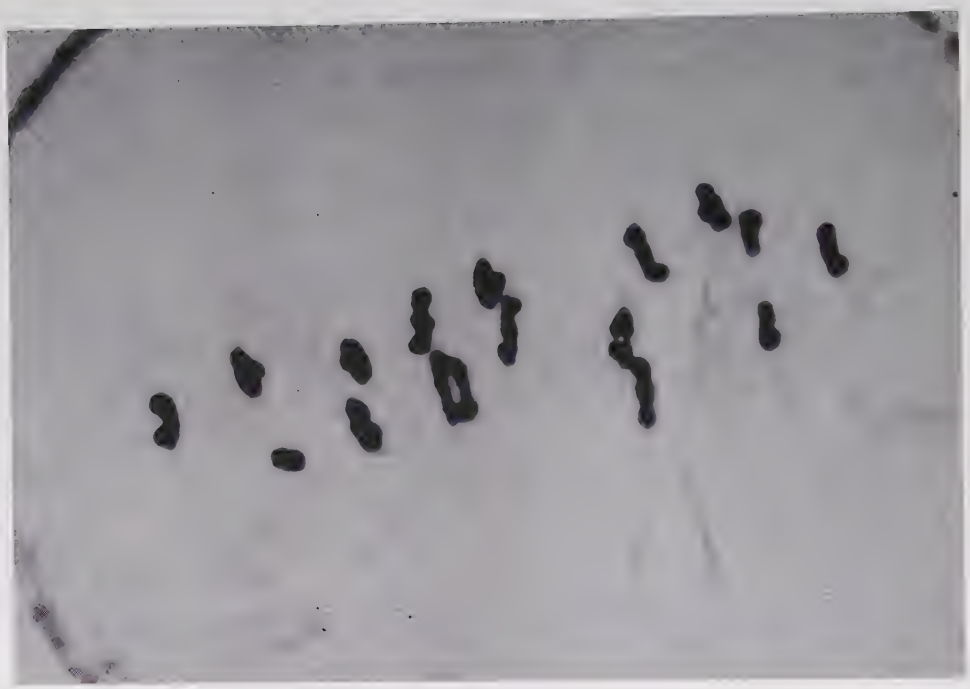
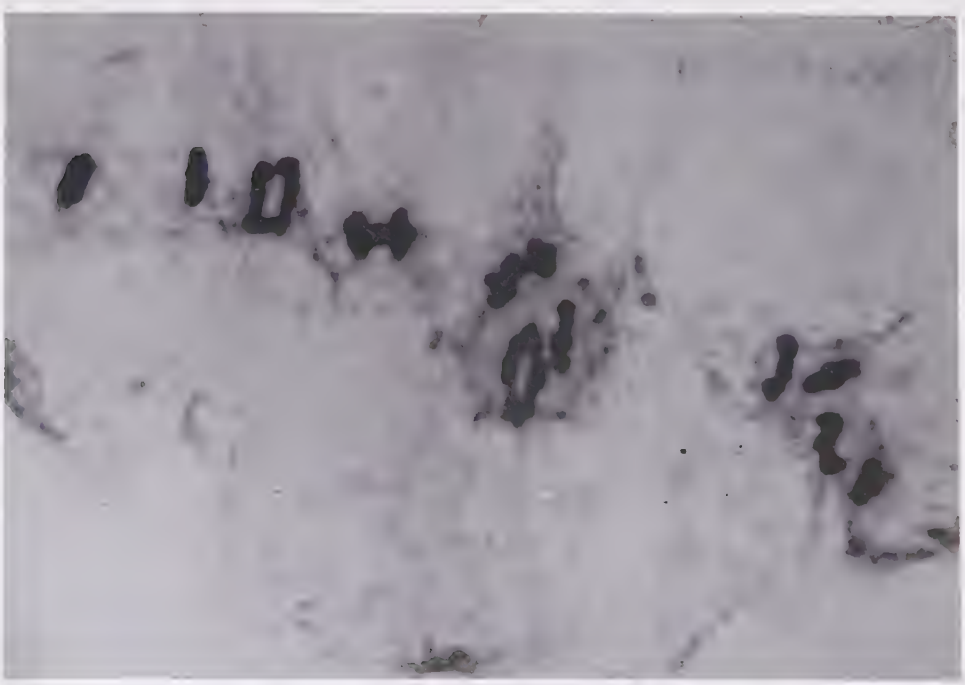


PLANCHE III



Méioses de plantes tétraploïdes. Il s'agit dans les deux cas de descendants d'hybrides interspécifiques. Même dans ce matériel, les tétravalents sont fréquents (photos D. Combes).



Pour conclure quant au rappel des résultats obtenus chez *Panicum maximum*, il faut mentionner qu'après les prospections de l'ORSTOM en Afrique de l'Est en 1967 et 1969, une mission japonaise a collecté d'autres diploïdes sexués, objet des études ultérieures de Nakajima et al. (1979). Enfin, la sexualité a été observée au niveau tétraploïde (Smith 1972, Hanna et al. 1973, Burton et al. 1973). Le problème de cette sexualité tétraploïde sera abordé à la fin du chapitre IV, quand nous discuterons d'un modèle de l'hérédité de l'apomixie et que nous aborderons l'examen des possibilités de modification du taux de gamètes réduits chez les apomictiques facultatifs.

3. L'HEREDITE DE L'APOMIXIE CHEZ LES PLANTES SUPERIEURES

La synthèse des premiers travaux réalisés sur l'apomixie et son déterminisme a été faite par Gustafsson (1946/47) et Stebbins (1950). L'idée d'un déterminisme génétique est apparue très tôt, en fait dès les premiers résultats publiés par Strasburger au début du siècle (1905, 1909). Ensuite, et surtout avec les données préliminaires sur *Poa* publiées par Müntzing (1940), ce déterminisme génétique a été supposé très complexe : un processus physiologique aussi compliqué qu'un mode de reproduction ne peut qu'avoir un déterminisme génétique très complexe. L'apomixie était donc alors considérée comme un caractère d'utilisation pratique très difficile.

Il est nécessaire de procéder à un rapide examen des principales recherches entreprises sur le déterminisme génétique de l'apomixie jusqu'à ce jour. Ces recherches sont assez peu nombreuses, mais elles apportent des éléments intéressants quant aux avantages ou désavantages respectifs des différents matériels et méthodes utilisés.

3.1. DE MENDEL A STEBBINS

C'est certainement Mendel (1869) qui a réalisé - sans le savoir - et analysé les premières descendances hybrides entre plantes sexuées et plantes apomictiques. Les hybrides F1 des croisements entre *Hieracium praealtum* et *Hieracium aurantiacum* d'une part, *H. auricula* et *H. aurantiacum* d'autre part, constituaient des familles morphologiquement très hétérogènes, contrairement à ce que Mendel avait observé auparavant chez *Pisum*. De plus les quelques descendances d'hybrides F1 étudiées s'avéraient constantes. Ainsi Mendel a-t'il le premier révélé l'extraordinaire hétérozygotie qui peut se trouver figée dans les formes apomictiques, de même que la possibilité d'une dominance de ce caractère, de par la présence de nombreuses plantes apomictiques dans la F1.

Dans le genre *Hieracium*, ces données se sont trouvées confirmées par Ostenfeld (1910), puis par Christoff (1942). Ce dernier a obtenu, dans sa F1, 27 hybrides apomictiques et 32 sexués. Pour expliquer cette ségrégation simple et proche d'un 1:1, l'auteur a fait l'hypothèse d'un déterminisme monogénique, l'allèle d'apomixie étant dominant. C'est la première mention d'un modèle supposant l'action d'un gène majeur et elle mérite d'être soulignée. Même si, comme l'a fait remarquer Rutishauser (1967), cette F1 seule peut aussi s'expliquer par un modèle monogénique récessif. L'analyse, dans ce cas, a été trop tôt interrompue.

Une analyse génétique de croisements sexué x apomictique a été réalisée à la même époque dans le genre *Poa*. Ce sont les travaux de Müntzing (1940), déjà mentionnés, sur des croisements intraspécifiques chez *Poa alpina*, et interspécifiques entre *P. alpina* et *P. pratensis*. De ses observations, l'auteur déduit que l'apomixie "is due to a rather delicate genetic balance". Mais le matériel utilisé est largement aneuploïde : une plante sexuée à 24 chromosomes est croisée par des apomictiques à 31,

36 et 38 chromosomes. De plus les plantes sont généralement des chimères. A l'intérieur d'un même individu, des nombres chromosomiques très variables peuvent être observés : de 37 à 52 par exemple chez un *Poa alpina* qui comprend par ailleurs de 2 à 12 chromosomes accessoires suivant la cellule considérée (Müntzing 1980). Sur un tel matériel, aucune analyse morphologique, aucune analyse embryologique n'a été réalisée. L'hétérogénéité ou l'homogénéité des descendances n'ont été appréciées qu'au travers de la variation pour ... les nombres chromosomiques ! *Poa*, première plante utile apomictique étudiée n'en a pas moins fait l'objet de nombreux travaux. Il faudrait donc ajouter à ceux déjà cités, les résultats de Akerberg (1942), Clausen (1961), Almgård (1966), etc.. Mais les *Poa*, qui se caractérisent par leur nature aneuploïde, sont finalement un fort mauvais matériel d'étude, et il ne nous paraît pas opportun de détailler un ensemble de données difficiles à exploiter.

Après *Poa*, Müntzing - qui a joué un rôle indiscutable de précurseur dans ces études - s'est intéressé au genre *Potentilla* (Müntzing 1945). De ses croisements entre diploïdes sexués et diploïdes apomictiques, il a déduit que l'apomixie était récessive par rapport à la sexualité. Mais ceci ne se base que sur l'analyse de quatre plantes F1 ! Des données plus importantes sont obtenues à partir de croisements 2x-x-6x, qui ne sont pas incompatibles avec l'hypothèse d'un déterminisme monogénique et une apomixie dominante. Les résultats ultérieurs, s'ils n'ont pas conduit l'auteur à reconsidérer son hypothèse, ont mis en évidence l'importance du niveau de ploïdie sur l'expression du caractère (Müntzing 1958).

A la même époque un modèle purement théorique a été proposé par Powers (1945), après observation d'une descendance de *Parthenium argentatum*. Ce modèle faisait appel à trois couples de gènes récessifs, un pour la réduction, un pour la fécondation et un pour le développement de l'embryon. Un tel modèle,

d'une légitimité évolutive peu évidente, a été testé, sans succès, par Gerstel et Mishanec (1950) puis Gerstel et al. (1953). Les résultats obtenus par ces auteurs ne permettaient pas de conclure à la réalité d'une apomixie récessive.

Ce sont donc sur des bases expérimentales bien fragiles que Gustafsson (1946/47) et Stebbins (1950), dans leurs synthèses sur l'apomixie, ont cru pouvoir affirmer que l'apomixie devait avoir très généralement un déterminisme complexe et se comporter de manière récessive par rapport à la sexualité. Ces deux auteurs ont tout de même eu le grand mérite de clarifier la classification des différents types d'apomixie et d'aborder les problèmes posés par l'organisation des complexes agamiques. Après eux Clausen, cité par Burton et Forbes (1960), a repris l'idée du déterminisme complexe, allant jusqu'à envisager l'action conjuguée d'une "constellation" de gènes, tous à l'état récessif. Ce qui revenait à supposer que les apomictiques, polyploïdes, étaient largement homozygotes, et qui était en contradiction évidente avec toutes les observations faites, depuis Mendel, sur la variabilité des descendances hybrides F1.

3.2. LES GRAMINEES INTERTROPICALES (PANICOÏDEES)

L'invraisemblance de cette relation entre une apomixie liée à la polyploïdie et un déterminisme plurigénique, tous les allèles favorables étant récessifs, relations admise pourtant si longtemps, a commencé tout de même à se dissiper à partir des années 60. Bien que supposant encore une apomixie récessive par rapport à la sexualité, Burton et Forbes (1960) considèrent, dans le cas du *Paspalum notatum*, qu'elle peut être le fait d'un très petit nombre de gènes. Leur analyse n'est toutefois pas encore satisfaisante parce qu'ils postulent, en n'analysant que la morphologie des descendants, que l'apomixie est un tout, aposporie et parthénogénèse étant liées. Les analyses embryologiques sont inexistantes et les comptages chro-

chromosomiques trop peu nombreux. Il peut y avoir, dans leur matériel, autre chose que des hybrides n+n. On verra en effet plus loin que la fécondation d'un gamète non réduit est un phénomène fréquemment observé. De plus, une analyse sur 10 plantes, et seulement 5 dans le cas des F3, n'est guère significative. Les auteurs semblent postuler ainsi que l'apomixie de leurs hybrides ne peut être que de nature obligatoire, ce qui n'a rien d'évident.

Les résultats de Harlan et al. (1964) montrent clairement que l'apomixie des espèces du complexe *Bothriochloa-Dichanthium* est de nature dominante. Ces données sont interprétées à l'aide d'un modèle à deux gènes indépendants (tableau V), suivant les règles d'une hérédité de type disomique. Dans ce groupe, et bien que de nombreux apomictiques soient d'origine autopolyploïdes (de Wet et Harlan 1970), les espèces semblent être des allopolyploïdes segmentaires. De nombreuses cellules présentent tout de même des tétravalents, et l'on peut constater que les résultats s'accordent tout aussi bien avec un modèle monogénique et une hérédité de type tétrasomique (tableau V) qu'avec le modèle proposé par les auteurs.

D'autres Panicoïdées ont fait l'objet d'un début d'analyse génétique pour le caractère apomixie. Chez *Cenchrus ciliaris*, Taliaferro et Bashaw (1966) observent des apomictiques dans un croisement sexué x sexué, ce qui indique que leur plante sexuée de départ est hétérozygote, et donc que l'apomixie ne serait pas, comme dans le cas précédent, totalement dominante. Dans les croisements *Cenchrus ciliaris* x *C. setigerus*, où des analyses chromosomiques et embryologiques ont été réalisées, les 43 hybrides F1 ségrègent en 24 sexués et 19 apomictiques (Read et Bashaw 1969). Résultat qui est compatible avec un modèle monogénique, mais bien insuffisant pour conclure. Ce programme a été récemment repris (Johns et Bashaw 1980) et le déterminisme sera sans doute bientôt précisé. Enfin, chez *Eragrostis curvula*, où les sacs non réduits

type de croisement	total	observé		ségrégation attendue	théorique		chi^2
		sex	apo		sex	apo	
A. hérédité disomique - modèle digénique							
sexué x sexué	40	40	0	1 : 1	40	0	0
sexué x apo et apo x sexué	77	14	63	1 : 3	19	58	1,91
apo x apo	79	4	75	1 : 15	5	74	0,19
B. hérédité tétrasomique - modèle monogénique							
sexué x sexué	40	40	0	1 : 0	40	0	0
sexué x apo et apo x sexué	77	14	63	1 : 5	13	64	0,09
apo x apo	79	4	75	1 : 35	2	77	2,05

Tableau V. Ségrégations observées dans les croisements entre espèces du complexe *Bothriochloa-Dichanthium* et interprétations possibles (la seule qui soit proposée par les auteurs - Harlan et al. - est la proposition A).

à 4 noyaux seraient d'origine diplosporique, Voigt et Bashaw (1972) obtiennent 16 hybrides sexué x apomictique qui ségrègent dans un rapport 1:1 (le détail du résultat n'est pas précisé) et 15 hybrides sexués issus de croisement sexué x sexué. Le déterminisme génétique de l'apomixie peut là encore être simple, mais on attend une suite à des données qui ne peuvent être considérées que comme préliminaires.

Il existe donc chez les Graminées un certain nombre de complexes d'espèces dans lesquels apomixie et sexualité semblent fonctionner comme une alternative. Des plantes apomictiques et des plantes sexuées sont observées dans les descendances hybrides dans des rapports généralement simples. Ce sont là des résultats qui, s'ils n'excluent pas qu'un grand nombre de gènes puissent intervenir dans la réalisation du mode de reproduction, montrent qu'il peut aussi exister quelques gènes majeurs induisant l'apomixie à l'état dominant et/ou des gènes qui agissent tels des interrupteurs à tel ou tel moment du cycle reproductif. L'action d'un tel gène étant soit d'entraîner la poursuite d'un cycle sexué (état récessif) soit de modifier le déroulement normal de ce cycle pour aboutir à une reproduction de type asexué (état dominant). Les travaux que nous présentons dans ce mémoire, réalisés chez *Panicum maximum*, vont permettre d'analyser plus précisément un tel type d'alternative.

3.3. AUTRES RESULTATS

Enfin, parmi les acquis les plus récents, il faut mentionner les résultats des hybridations entre formes sexuées et apomictiques dans le genre *Beta* (Cleij et al. 1976, Jassem 1976). Mais les données sont là encore insuffisantes pour conclure quant au déterminisme génétique précis de l'apomixie. Les tentatives de Petrov et al. (1978, 1979) pour aboutir au transfert de l'apomixie du *Tripsacum dactyloides* dans le maïs - un programme initié au début des années 60 - sont également très intéressantes. L'auteur postule à l'existence d'un déterminisme

simple, de nature digénique, avec une apomixie dominante. Mais il paraît encore difficile de confronter un tel modèle aux résultats, très complexes.

La seule étude sur le déterminisme génétique de l'apomixie qui porte à la fois sur un nombre important de générations et sur un nombre important de types de croisements différents, est celle entreprise par Rutishauser (voir synthèse dans Rutishauser 1967) et poursuivie par Nogler (1978) sur le complexe *Ranunculus auricomus*. A ce titre, il nous paraît donc intéressant de rappeler ici les expérimentations réalisées, avec les particularités de ce matériel.

Le croisement initial est un croisement interspécifique, les deux espèces étant respectivement sexuée-diploïde et apomictique-tétraploïde. Six hybrides seulement constituent la F1. Des recroisements sont ensuite étudiés, utilisant le parent sexué de départ soit comme femelle soit comme mâle. Sur sept types de croisements présentés, cinq sont réalisés entre plantes ayant des niveaux de ploïdie différents. La nature interspécifique de l'hybridation, les niveaux de ploïdie différents, et le fait que les sacs embryonnaires d'origine somatique ou sexuée ont la même structure, font finalement de ce matériel d'étude un matériel difficile. Pourtant apomixie et sexualité ségrègent dans les descendances hybrides, et de telle manière que l'auteur puisse envisager un contrôle génétique simple pour la formation des gamètes non réduits. L'hypothèse aposporie ⇔ un gène dominant ne peut toutefois être retenue que si l'on ajoute des hypothèses supplémentaires telles que le non- transmission de l'allèle A dans les gamètes à x chromosomes, et que l'on accepte quelques distorsions de certaines ségrégations. Nogler dispose néanmoins maintenant de plantes sexuées tétraploïdes et l'analyse des descendances 4x sex-x-4x apo permettra certainement de voir un peu plus clair dans un ensemble de données encore difficile à interpréter.

3.4. LA POSITION DU *PANICUM MAXIMUM*

Les exemples analysés ont montré que l'apomixie est une composante d'un ensemble intégré, défini comme complexe agamique. Un tel complexe est un exemple particulier de complexe d'espèces, dont les composantes se caractérisent par des niveaux de ploïdie différents associés à des modes de reproduction opposés : dans les populations naturelles de *Panicum maximum* les plantes sont tétraploïdes et apomictiques ou diploïdes et sexuées.

Mais les matériaux utilisés dans les études dont nous venons de faire état appartiennent souvent à des groupes très complexes, dans lesquels les formes apomictiques et sexuées peuvent constituer des espèces différentes et/ou sont associées à des nombres chromosomiques différents et pas toujours multiples d'un même nombre de base. De plus l'expérimentateur rencontre bien souvent des difficultés dans l'appréciation exacte du degré d'apomixie ou de sexualité, pour une plante particulière, ou pour une descendance. Ceci étant dû à une difficulté dans la lecture du caractère (les sacs à 4 noyaux des Panicoïdées aposporiques en font un matériel exceptionnel). Tout ceci conduit à des analyses sur un nombre de générations restreint et/ou des effectifs limités.

Par rapport aux précédents, notre matériel d'étude, le *Panicum maximum*, montrera un certain nombre de caractéristiques particulièrement avantageuses :

En ce qui concerne la nature du matériel, les compartiments apomictique et sexué se trouvent tous deux à l'intérieur de la même espèce. Nos analyses montreront qu'il n'y a pas, dans ce matériel, de complexité réelle dans la confrontation des différents niveaux de ploïdie.

Le deuxième point important, c'est qu'on dispose, essentiellement grâce aux introductions et aux prospections, d'une grande variabilité naturelle. C'est une condition indispensable pour une bonne exploitation de l'apomixie en amélioration des plantes (Harlan 1965). Cette base génétique très large permettra d'étudier des combinaisons géniques très variées, et de montrer que tous les apomictiques paraissent avoir un même type de fonctionnement. Elle nous sera par ailleurs d'une grande utilité dans l'identification des hybrides.

Enfin, une embryogénèse très particulière, associée à l'aposporie, nous permettra un repérage rapide et facile, valorisé par la mise au point d'une technique embryologique à gros débit.

On doit noter que toutes les Panicoïdées aposporiques pourraient sans doute être abordées suivant un schéma de ce type, et que la poursuite des études préliminaires déjà réalisées chez ces plantes devrait pouvoir renforcer les résultats et la portée de notre analyse.

Les caractéristiques de notre matériel que nous venons d'envisager nous amèneront à adopter une démarche en deux étapes :

1. étude de la présence de sacs embryonnaires du type caractéristique de l'aposporie, et de la transmission de ce type de sac dans les descendances,

2. étude de la liaison entre ces observations embryologiques et la nature des descendances.

Ces analyses auront pour but la mise en évidence, à l'intérieur de la série de réactions consécutives qui constituent le cycle reproductif normal des plantes sexuées - toutes réactions étant déterminées chacune par un ou plusieurs gènes

et constituant donc un ensemble plurigénique complexe - d'une ou plusieurs possibilités de bifurcation vers une voie asexuée liée (s) à l'action d'un ou de plusieurs gènes majeurs à effet interruptif.

Outre l'intérêt fondamental d'une telle recherche, nous verrons que nos résultats permettent d'envisager l'exploitation agronomique de l'ensemble de la variabilité - le complexe agamique - dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique.

CHAPITRE II

MATERIEL ET METHODES

La collection de *Panicum* installée en avril 1969 sur le centre ORSTOM d'Adiopodoumé, suivant deux prospections en Afrique de l'Est en juillet 1967 et février 1969, a déjà fait l'objet de plusieurs descriptions (Pernès 1972, Combes 1972, Pernès et al. 1975a, Savidan et al. 1981) que nous reprenons dans le tableau VI, en soulignant les plantes utilisées dans nos analyses.

1. LES STRUCTURES SEXUÉES DE DÉPART

Premier diploïde rapporté de Tanzanie, le clone K189 a été aussi le premier traité par la colchicine. Ce traitement a donné le clone K189.T abondamment utilisé dans nos croisements. Quelques graines obtenues suite à l'autofécondation du K189 ont également été traitées à la colchicine, pour donner les clones S1.T et S2.T, tous deux tétraploïdes sexués comme le K189.T. Si l'on considère tous les hybrides obtenus à partir de ces trois premiers tétraploïdes sexués, il apparaît que l'essentiel de notre matériel d'étude a une origine sexuée très étroite quant à la variabilité. Ceci d'autant plus que les autres diploïdes sexués utilisés, comme T34, T35 et T44, sont assez proches,

morphologiquement, de ce K189. Toutes ces plantes définissent en effet, ce qu'on peut appeler le type Korogwe (Planche IV) du nom de leur lieu de prélèvement en Tanzanie : elles ont toutes un nombre réduit de talles, des feuilles larges, un bon potentiel fourrager, mais une faible production grainière.

La figure 3 montre que la variabilité des plantes sexuées, dans l'ensemble des *Panicum* de notre collection, est assez restreinte (Chaume, non publié), comme l'est leur répartition géographique (Planche IV).

Si l'on examine les produits de l'autofécondation forcée de ces plantes sexuées, au niveau diploïde comme au niveau tétraploïde, on constate que toutes ces plantes sont largement autostériles. Les seules plantes à faire exception, produisant quelques graines dans de telles conditions, sont précisément les K189 et K189.T de départ. Mais même pour ces plantes particulières, et compte-tenu du choix des plantes apomictiques utilisées dans nos hybridations, il est toujours facile de cribler les hybrides des plantes issues d'autofécondation dans les descendances.

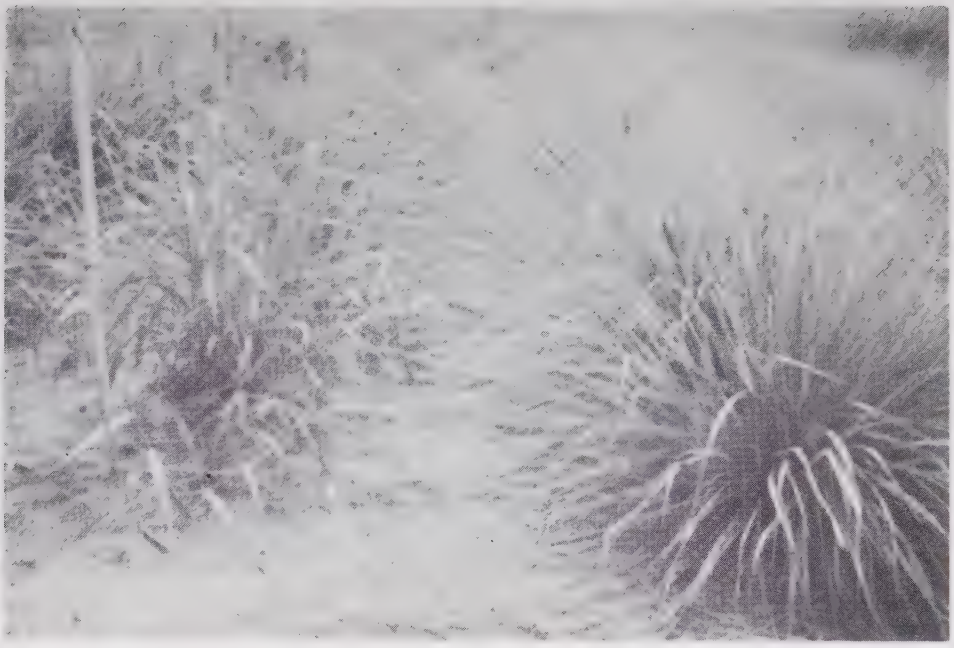
2. LES APOMICTIQUES

La première série d'hybridation réalisée a utilisé les clones G3 et 57. Les analyses morphologiques, biochimiques, et embryologiques (étude du taux de sexualité sur 100 ovules), réalisées depuis, n'ont pas permis de différencier ces deux clones. Ils proviennent de la région de Zaria, au nord du Nigéria, pour le G3 (introduction sous forme de graines), et de la région de Niaouli, au Bénin, pour le 57 (introduction sous forme d'éclat de souche). Donc deux pays voisins, mais des lieux de prélèvement supposés tout de même distants d'environ 500 kilomètres. Ces deux clones présentaient l'avantage d'avoir une bonne floraison, et donc un bon potentiel polli-

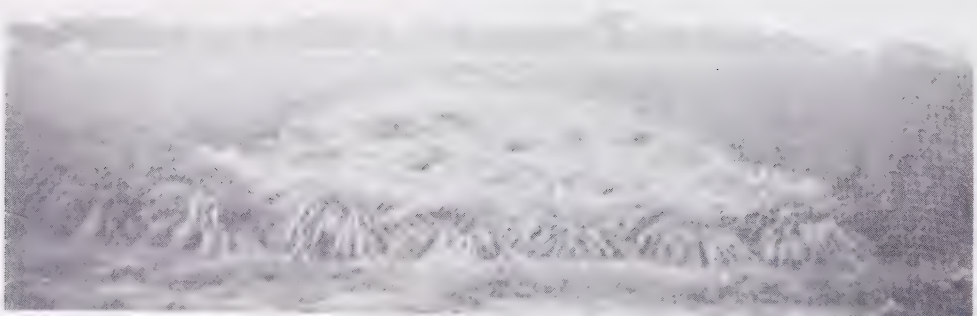
PLANCHE IV

Les structures sexuées de départ. En haut, vue générale, avec les diploïdes de Bagamoyo à droite, ceux de Korogwe à gauche. En bas, le T44, représentant caractéristique du "type Korogwe": feuilles larges, nombre réduit de talles, bon potentiel fourrager.

PLANCHE V



Les apomictiques. En haut, image du polymorphisme dans les formes utilisées, avec à gauche le K4 et à droite le C1. Ci-dessous, homogénéité dans les descendances apomictiques. Trois clones installés par semis sont comparés pour leur comportement grainier.



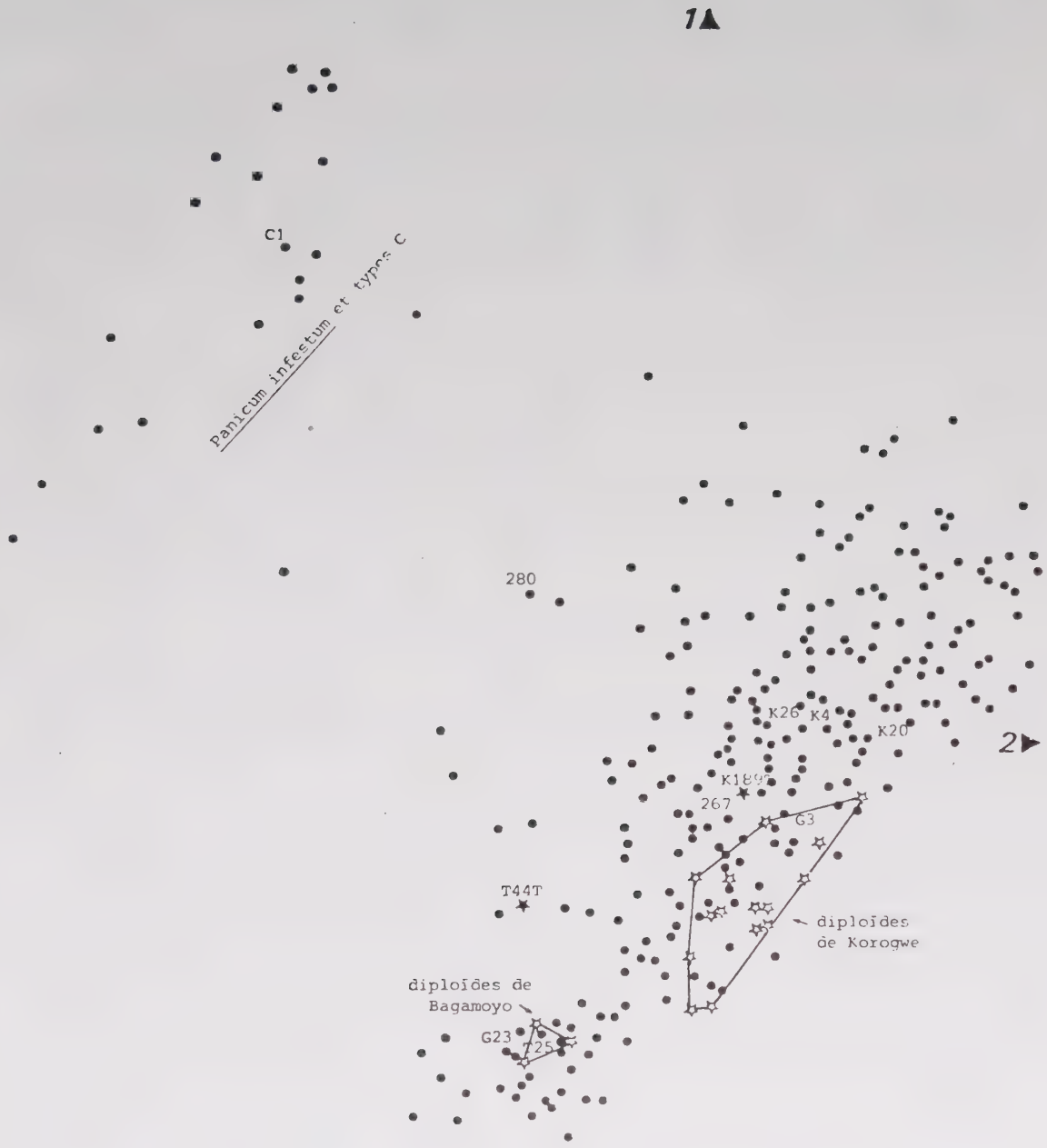


Figure 3. Variabilité du complexe *Panicum* dans les deux premiers axes d'une analyse factorielle des correspondances portant sur 312 clones introduits et 38 caractères qualitatifs (d'après Chaume, non publié). Les diploïdes, suréchantillonnés, sont représentés par des étoiles blanches. Les tétraploïdes sexués par des étoiles noires.

nisateur. Leur place dans notre classification (tableau VI) et l'analyse de correspondance de la figure 3, est assez proche du groupe des plantes sexuées.

Une seconde série d'hybridations a été ensuite réalisée entre huit géniteurs sexués tétraploïdes et huit clones apomictiques - ce que l'on a appelé le diallèle de groupes. Par rapport aux hybridations précédentes, le groupe des géniteurs sexués se trouvait enrichi par la présence de trois hybrides sexués F1, issus de croisements entre le K189.T et des apomictiques voisins (G3 et G23, voir figure 3). Par contre le groupe apomictique était très polymorphe (Planche V), les plantes qui le composaient ayant été choisies pour représenter, autant qu'il était possible de le faire avec seulement huit plantes, la variabilité de la collection (tableau VI).

Tous les croisements que nous avons réalisés par la suite ont en général réutilisé les géniteurs déjà mentionnés, ou ont fait appel à des combinaisons entre produits de ces géniteurs.

Un autre clone apomictique a cependant fait l'objet d'études particulières, et été utilisé dans quelques croisements. Il s'agit du T19-36,5, dérivé du T19, qui a déjà été étudié de manière détaillée par Combes (1972). Cette plante présente toutes les caractéristiques morphologiques qu'on attendrait d'un hybride interspécifique entre *Panicum maximum* et *Panicum infestum*. Son intérêt réside dans son taux élevé de sexualité résiduelle et donc dans sa possibilité d'exploitation comme géniteur femelle. C'est aussi un des rares apomictiques de *Panicum* qui permette une analyse de hors-types en grand nombre et qui soit une source importante de dihaploïdes(°)

(°) dihaploïde : plante issue de tétraploïde qui ne possède que la moitié des chromosomes de la plante-mère - ou haploïde de tétraploïde (Rieger et al. 1976).

A. Hybrides interspécifiques et autres espèces du groupe des *Maximae*

1. La famille des types C, *P.maximum* et *P.infestum*.

1.1. Les types C eux-mêmes: *K77*, K79, KK20, *T109*, *T7*, *T19*, *T19-36,5*, T2, T4, T9, T17, *T18*, T21, T77, *C1*.

1.2. *Panicum maximum* avec introgression d'une partie des génomes des types C: K75, *K76*, *K20*, K27, T1, T12, T102.

1.3. L'espèce *Panicum infestum* elle-même: *K83*, K195, T14A, T14B.

Ces groupes ont une remontaison rapide, groupée, et grainent facilement.

2. L'hybridation avec *Panicum trichocladum*.

2.1. Les hybrides eux-mêmes: *K4*, K5.

2.2. Les formes dérivées de ces hybrides: K13, K39, K43, K46.

2.3. L'espèce *Panicum trichocladum* elle-même: K138, G24.

Ce groupe est constitué de plantes à feuilles courtes et larges, et une bonne aptitude à stolonner.

B. Les formes naines

1. Les formes naines à glumes pileuses (trichoglumes): *280*, G61, G45, G74 et nombreux autres.

2. Formes naianes à glumes glabres: 92 et nombreux autres.

Ces formes fines ont un rendement modeste mais de grandes qualités nutritives.

C. Les formes à haut rendement brut de matière verte

Elles constituent les phénotypes les plus classiquement connus et habituellement cultivés.

1. Les formes courtes à moyennes, à limbe charnu vert bleu souvent duveteuses : *K211*, K220, K160, K196, K212, etc.

2. Les formes de taille moyenne à feuilles longues et minces à talles nombreuses, constituant des fourrages de bonne qualité.

2.1. Forme classique du Common Guinea: *267*, 89, 98, G95, 50, 51, et les types I de Côte d'Ivoire (Pernès et al.1970).

2.2. Formes plus fines et plus riches en talles: K143, K139, 77, K110.

2.3. Formes à moindre remontaison que les groupes précédents et plus productifs: *G17*, G18, 98.

2.4. Formes hybrides présumés entre le groupe C2 et le groupe C3 qui suit: 55, 110, G97, 90, 94, G21.

3. Formes très grandes à feuilles larges.

3.1. Formes à feuilles vert jaune, larges, gaines à pilosité dure, sensibles au coletotrichum, types II de Côte d'Ivoire (Pernès et al. 1970): 56, 40, 34, 36, 3, I427, I428, I429, 4, 52, 163, 165, 174. Groupe bien représenté dans tous les pays du golfe de Guinée.

3.2. Formes à feuilles pruineuses, bleutées, glabres

3.2.1. Non sensibles à la cercosporiose (type Boringuen de Warmke ?): *304*, 309, G33, 79, K184, G11, G36, G38. Le type Coloniao est proche du 304.

3.2.2. Sensibles à la cercosporiose (type Gramalote de Warmke ?): G3, 57, 58, 133, G89, *G16*, G40, G93, G75, G86, G85, G88.

3.3. Formes à feuilles vertes ou vert jaune.

3.3.1. Non sensibles à la cercosporiose (type Sotuba): 268, 17, 63, T3.

3.3.2. Sensibles à la cercosporiose (type Gramalote ?): 353, 354, 90, 94, 101, 102, 104, 105, 106, 117, 172, G21, *330*, G76, G63.

3.4. Formes très vigoureuses, à feuilles larges et talles épaisses.

3.4.1. Formes diploïdes sexuées primitives: T33, T34, T35, T40, T41, T42, T43, T44, T47, T48, T49, T50, T51, T52, T53, T54, K188.

3.4.2. Formes tétraploïdes: T32, T55, T56, T57, K187, T68, T83.

D. Les formes glabres, très remontantes, à noeuds très nombreux, feuilles minces et rigides

1. Les formes diploïdes sexuées: T26, T27DB, T27DV.

2. Les formes tétraploïdes: T18, T27.

Tableau VI. Classification des variétés de *Panicum* (d'après Pernès et al. 1975a). Les numéros en italique sont cités dans le mémoire. Ceux qui sont encadrés sont intervenus dans nos hybridations.

Les échantillons prélevés au cours de la première prospection sont précédés de la lettre K. qu'ils proviennent du Kenya ou de nord Tanzanie comme le K188. Les échantillons prélevés au cours de la seconde prospection sont précédés d'un T s'ils sont de Tanzanie, d'un KK s'ils proviennent du Kenya. Parmi les clones introduits à partir de stations agricoles, ceux qui sont précédés d'un 3 ont été introduits sous forme de graines, tandis que ceux qu'aucune lettre ne précède proviennent d'éclats de souches. Cl est une plante spontanée apparue en collection à Adiopodoumé.

3. LES METHODES D'HYBRIDATION

Les premiers croisements ont été réalisés en parcelles d'isolement, en profitant de l'autostérilité très forte des plantes tétraploïdes sexuées. Un pied unique, utilisé comme parent femelle, se trouvait placé au centre d'une parcelle d'environ 25 m2 couverte par le parent mâle. Après floraison, et donc libre pollinisation, un sac en papier sulfurisé était posé sur la touffe pour éviter les pertes de graines dues à leur chute spontanée. Environ deux à trois semaines après la pose des sacs, ceux-ci étaient ramassés et les graines mises à sécher.

Les croisements ultérieurs - ceux qui concernent le diallèle de groupes - ont été réalisés sous ensachage (sac doublé). Les pieds utilisés comme femelles et les pieds utilisés comme mâles étaient placés en alternance sur une ligne (planche VI), une inflorescence de chacun des deux parents étant placée dans un sac doublé, en début de floraison. Dans cette technique le sac restait donc posé plus longtemps, la pollinisation et la fécondation étaient réalisées en atmosphère confinée. La pollinisation elle-même, en pareil cas, ne peut être aussi importante que dans la méthode des parcelles d'isolement, puisqu'il n'y a plus qu'une seule inflorescence pollinisatrice. Cette technique a tout de même donné de bons résultats, même si ses produits furent peu nombreux. La plupart des hybrides actuellement en collection, qui sont utilisés en sélection, en sont issus. Mais cette technique présente un certain nombre d'inconvénients qui nous ont conduits à l'abandonner :

- Les croisements se font à Adiopodoumé le plus souvent, à l'époque la plus favorable à la floraison de toutes les plantes sexuées, c'est-à-dire en octobre. C'est une période très humide en basse Côte d'Ivoire, comme le montre le tableau VII. Il y a eu notamment 22 jours de pluie lors de notre dernière série d'hybridation, en 1979. Et les conditions sous sac sont

Année	Février		Octobre	
	Nb j.	mm	Nb j.	mm
1971	2	8	8	69
1972	9	120	12	186
1973	4	43	14	187
1974	5	63	9	124
1975	9	223	7	84
1976	8	88	11	19
1977	3	38	11	145
1978	3	85	18	163
1979	2	39	22	222
moyenne	5	79	12	133

Tableau VII. Pluviosité comparée des mois de Février et Octobre sur la station d'Adiopodoumé (données du laboratoire de Bioclimatologie ORSTOM).

Si les sexués diploïdes et tétraploïdes artificiels ne fleurissent généralement qu'une fois l'an (Sept-Nov), de nombreux hybrides sexués sont capables de fleurir toute l'année, permettant d'envisager le racourcissement du temps de sélection. Des croisements peuvent être réalisés avec succès en dehors de la période habituelle et notamment en Février (PLANCHE VII), mois particulièrement favorable à une récolte de graines de qualité (Souciet 1978).

PLANCHE VI

Les techniques de croisement. En haut, alternance de pieds sexués (♀) et apomictiques (♂) sur une même ligne, avant ensachage. Ci-dessous, la technique des parcelles, avec un pied sexué (♀) au centre, entouré de pieds apomictiques (♂).

PLANCHE VII

Floraison d'hybrides sexués en Février sur le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. Alors que les sexués de départ ne fleurissent qu'en Octobre, les hybrides peuvent fleurir plusieurs fois chaque année et ouvrir ainsi de nouvelles perspectives se sélection. (photo C. Devillers)

alors très défavorables à une bonne récolte (température, hygrométrie, mauvaise pollinisation, pourritures, moisissures, etc.).

- Le pollen de l'inflorescence utilisé comme parent mâle se trouve placé dans de mauvaises conditions de compétition. On peut supposer qu'il y a, à priori et grossièrement, dans le sac, à peu près autant de pollen venant du parent utilisé comme femelle que du parent mâle, puisqu'on met dans ce sac une inflorescence de chaque. Utilisant des sexués tétraploïdes directement issus des diploïdes par traitement à la colchicine, ceci semble n'avoir qu'une faible importance, puisqu'ils sont en général très autostériles. Mais lorsqu'on utilise des sexués hybrides, et même dans une certaine mesure le K189.T, le taux d'autofécondation peut devenir important dans ces conditions de croisement. Nous reviendrons sur ce point en analysant les résultats des premiers croisements en retour (chap. IV).

On ne peut donc pas véritablement contrôler une hybridation chez les *Panicum maximum*. On utilise une autostérilité qui n'est parfois que partielle. Encore faut-il que les meilleures conditions soient réunies pour sa réalisation. Les hybrides sexués qui ont été obtenus se sont souvent révélés moins autostériles que leurs parents. Ceci a posé le problème des possibilités de criblage entre produits d'autofécondation et hybrides dans les descendances, un problème qui sera repris plus loin dans ce chapitre.

- Les graines tombent spontanément, et au fond du sac se crée un mélange entre les graines produites sur l'inflorescence sexuée utilisée comme parent femelle, et celles de l'inflorescence apomictique utilisée comme parent mâle. Peu de graines restent accrochées sur l'inflorescence sexuée elle-même. Un criblage au champ devient donc nécessaire.

Une troisième méthode de croisement a été utilisée par Noirot (non publié), qui visait à supprimer ce dernier inconvénient en coupant l'inflorescence "mâle" (ou *les* inflorescences mâles, celles-ci étant placées en nombre supérieur pour limiter le deuxième inconvénient) dix jours après la pose du sac. On espérait ainsi empêcher la maturation des graines apomictiques et donc permettre une récolte, au fond du sac, de graines provenant uniquement de l'inflorescence sexuée, donc produits d'autofécondation ou hybrides. Il se trouve cependant que la floraison sur une même panicule apomictique peut être très étalée. Pour le clone 267 par exemple, il peut s'écouler plus d'un mois entre l'ouverture du premier épillet au sommet de l'inflorescence, et l'ouverture du dernier, sur une inflorescence déjà sèche et ayant perdu la plus grande partie de ses graines. Pour qu'une bonne pollinisation soit réalisée, on ensache l'inflorescence sexuée avec des inflorescences apomictiques déjà avancées, ou alors la technique favorise trop l'autofécondation. Or les fleurs du sommet de l'inflorescence, qui sont toujours les premières à s'ouvrir, quel que soit le clone, peuvent donner des graines de façon très précoce. De fait, la technique utilisant la coupe des inflorescences du parent pollinisateur après dix jours à presque toujours donné des descendances mélangées. Un criblage au champ est encore nécessaire, pour séparer les hybrides des produits d'autofécondation et des nombreuses plantes de phénotype parental apomictique (graines issues d'apomixie). Sur 450 plantes issues d'une série d'hybridation réalisée suivant cette technique par Noirot (non publié) et concernant des croisements S2.T x H61,2, S2.T x T113 et S2.T x 64, 64 individus seulement ont été notés comme ayant un phénotype hybride (14%). Les autres, dans leur quasi totalité, étant du phénotype du parent apomictique.

Les problèmes d'autofertilité des hybrides sexués que nous avons été amenés à réutiliser dans nos croisements, associés au fait que le criblage morphologique entre produits d'autofécondation et hybrides devenait quasiment impossible

au fil des générations, nous ont fait revenir à la technique des parcelles d'isolement. Nous l'avons améliorée en supprimant la pose du sac, et donc l'autofécondation forcée des fleurs les plus tardives. Les graines ont été récoltées par secouage manuel périodique au-dessus d'un sac. Cette technique a été utilisée pour la première fois au cours de notre dernière campagne d'hybridations, à Adiopodoumé et à Bouaké, au centre Côte d'Ivoire. La quasi totalité des graines récoltées l'ont été à Bouaké, les conditions climatiques ayant été beaucoup plus favorables que celles du Sud à la même époque (voir tableau VII).

4. DE LA GRAINE À LA PLANTE

Le petit volume de nos produits d'hybridation, dû à la technique d'ensachage utilisée et aux mauvaises conditions climatiques, a permis un battage manuel soigneux. Afin de pallier la période de dormances des graines obtenues, celles-ci ont été systématiquement décortiquées sous le stéréomicroscope - les glumes indurées étant ainsi enlevées - et mises à germer en boites de Pétri. Les taux de germination que nous avons observés ont été généralement faibles, entre 5 et 20%, avec une augmentation sensible lorsque les graines étaient placées en petit nombre dans chaque boite. L'inhibiteur de germination (Souciet 1978) peut sans doute ainsi mieux diffuser dans le support de coton. Les plantules ont ensuite été repiquées en pots après environ huit jours. La croissance et le début du processus de tallage se poursuivent en pots pendant un mois et demi à deux mois. Les jeunes plantes sont alors repiquées en pleine terre, au champ. Ces différents repiquages ne sont pas sans conséquence sur la contre-sélection des plantes les plus faibles. Nous y reviendrons dans le chapitre suivant, en particulier pour expliquer l'écart observé entre le potentiel de sexualité des apomictiques facultatifs tel qu'il s'exprime au niveau des sacs embryonnaires, et le taux de hors-types qui apparaissent au champ.

Une fois les plantes repiquées, il s'agit de bien différencier celles qui sont hybrides de celles qui sont issues d'autofécondation. Dans le cas des premières séries d'hybridation, les géniteurs sexués et apomictiques ayant été choisis pour être très différents, le criblage s'est avéré très facile. Mais dès que nous avons utilisé des plantes hybrides comme parents sexués, ce criblage phénotypique est devenu quasiment impossible. Ceci est tout particulièrement évident dans le cas des descendances de croisements en retour. Chez les hybrides IS4 x T25 par exemple, toutes les plantes, produits d'autofécondation ou de back cross par T25, contenaient alors des caractéristiques du K189.T (parent sexué du IS4) et du T25.

Un inconvénient supplémentaire de la technique d'ensachage s'est révélé à l'implantation au champ. Les inflorescences utilisées comme femelles et les inflorescences apomictiques se trouvent, au moment de la récolte, fréquemment enchevêtrées à l'intérieur du sac. La chute spontanée des graines, les problèmes de pourriture et de moisissure dus à l'humidité, font que des graines tombées de l'inflorescence pollinisatrice peuvent, par adhérence, se trouver accrochées sur l'inflorescence sexuée que l'on tire hors du sac. Ceci s'est produit très régulièrement dans les croisements utilisant le T25 comme parent mâle, jusqu'à ce qu'une expérimentation particulièrement soignée mette ce phénomène en évidence. Ceci explique les résultats du croisement en retour de (IS4 x T25)S2 par le T25, que nous examinerons dans le chapitre IV consacré à l'étude de l'hérédité de l'apomixie, et que nous rapportons dans le tableau VIII. Les apomictiques en surnombre observés dans la première descendance étaient pour beaucoup phénotypiquement non distinguables du T25 lui-même. Dans une descendance où les hybrides sont eux-mêmes le produit de deux croisements successifs par T25, le criblage est tout à fait impossible. La présence de plantes de phénotypes identiques au parent récurrent, en absence de tout marqueur nous a conduit à abandonner l'utilisation d'une telle descendance dans l'analyse génétique.

mode de croisement	nb pl.	APO	SEX	fréquence des APO
ensachage	52	36	16	0,69
parcelle d'isolement	21	8	13	0,38
parcelle d'isolement	57	20	37	0,35

Tableau VIII. Proportions de plantes apomictiques et sexuées dans trois descendances du croisement en retour (K189.T x G3)IS4 x T25 - S2 par son parent apomictique T25.

La ségrégation observée dans la première descendance est biaisée par la présence de plantes vraisemblablement T25, d'où l'excès de plantes apomictiques. Dans les deux autres descendances, où la fréquence des apomictiques est sensiblement la même, l'excès de plantes sexuées provient sans doute d'une autofertilité partielle du parent sexué.

Il apparaît très souhaitable, utilisant dans nos hybridations des plantes sexuées hybrides partiellement autofertiles, de pouvoir disposer de marqueurs qui permettent de s'assurer de la nature hybride des produits. L'importance de cette autofertilité chez les hybrides sexués n'étant apparue qu'assez récemment, l'accent n'a pas encore été mis sur une recherche de marqueurs. Dans de telles conditions, restent donc à retenir, pour la réalisation des futures hybridations, d'une part la technique des croisements en parcelles d'isolement et sans ensachage, d'autre part le criblage préliminaire des géniteurs sexués pour leur autostérilité.

5. LES NOMBRES CHROMOSOMIQUES

Les dénombrements chromosomiques sont indispensables dans toute étude génétique réalisée à l'intérieur d'un complexe agamique. Notamment parce que les phénomènes de polyploïdisation et de dépolyploïdisation y sont fréquemment observés et peuvent biaiser une interprétation. Surtout parce qu'étudier l'apomixie, c'est étudier l'association de deux processus qui précisément déterminent le nombre chromosomique de la plante : la réduction et la fécondation. Utilisant une technique à la fois simple et très classique : fixation dans un Carnoy (alcool éthylique, acide acétique, chloroforme, en proportions 6:3:1 en volumes) et coloration par une solution d'hématoxyline, nous avons donc procédé au dénombrement chromosomique de toutes les plantes utilisées dans notre étude.

6. LES MODES DE REPRODUCTION

Une étude des modes de reproduction et de leur hérédité suppose que ceux-ci puissent être criblés rapidement, et sur un nombre de plantes important, dans chaque descendance. Deux types de criblage sont à notre disposition dans le cas de notre matériel :

a. le criblage morphologique (°) : la descendance d'une plante apomictique est homogène et celle d'une plante sexuée est hétérogène. En observant 10 à 20 plantes issues de la fécondation libre de chacun de nos hybrides, on peut ainsi déterminer la nature de leur mode de reproduction. Cette technique a deux inconvénients évidents : on fait l'analyse sur la génération suivante, et elle nécessite, si l'on veut préciser la nature du mode de reproduction (taux de sexualité dans les cas d'apomixie facultative), de la place et de la main-d'oeuvre.

b. le criblage embryologique : les plantes sexuées et les plantes apomictiques se différencient, dans notre matériel, par la structure de leurs sacs embryonnaires. Mais l'utilisation pratique d'un tel criblage n'est possible que si l'on dispose d'une technique permettant l'examen d'un grand nombre de plantes dans un temps limité. Et si l'on est sûr de la correspondance structure du sac - mode de reproduction. Ce type de criblage a l'avantage de permettre une détermination sur la plante elle-même et non sur sa descendance.

La valeur relative de ces deux modes de criblage fait l'objet d'une discussion dans le chapitre suivant.

Les techniques classiques, qui utilisent l'inclusion dans la paraffine et des coupes au microtome, ne peuvent pas permettre de cribler un matériel important. Nous avons donc été amenés à tester successivement trois autres techniques, l'une d'écrasement et de coloration par le carmin, les autre utilisant un éclaircissement et le contraste de phase.

La technique d'écrasement (Saran et de Wet 1966) donne de bons résultats quant aux contrastes cellulaires. Les noyaux

---

(°) Les "progeny-tests" des auteurs anglo-saxons.

polaires, ou du moins leurs nucléoles, et les antipodes - quand elles existent - sont bien apparents. Mais ces dernières forment un agrégat qui souvent se sépare du reste de la structure sous l'effet de l'écrasement. La superposition des deux noyaux polaires, ou leur fusion précoce, que nous avons par la suite observée à maintes reprises, peuvent alors nous conduire à confondre un sac à 8 noyaux avec un sac à 4.

La technique de contraste de phase décrite par Herr (1971) n'utilise ni coupe ni écrasement. Les structures sont observées *in situ*, après éclaircissement. Les contrastes ne sont pas excellents, mais le criblage des deux types de sac est très facile. Technique rapide et très simple, c'est celle que nous avons par conséquent adoptée. Près de 50.000 ovules ont ainsi pu être observés, qui constituent la base des analyses présentées dans les deux chapitres suivants.

Les étapes de sa réalisation sont résumés ci-dessous :

(1) Prélèvement et fixation

Les épillets sont prélevés le matin. L'anthèse a lieu au début de la nuit (avant 0h) et, au moins dans le cas des apomictiques que nous avons étudiés (voir chapitre V), la fécondation intervient dès les premières heures du jour. Il est préférable de fixer ceux des épillets qui montrent des stigmates bien turgescents, pour être sortis pendant la nuit qui précède, plutôt que l'inflorescence toute entière. Il est en effet difficile ultérieurement de séparer les épillets au bon stade de ceux qui ne le sont pas, ceci parce que les stigmates sont parfois perdus au cours des manipulations. Ces épillets sont placés dans un fixateur (Navashin) composé comme suit :

1cc solution A :	anhydride chromique	1g
	acide acétique	7cc
	eau distillée	92cc

1cc solution B : formaldéhyde 30cc
eau distillée 70cc

2cc acide propionique

36cc éthanol à 50%.

Les épillets doivent rester pendant 24 heures dans ce fixateur, à température ambiante. Ils sont ensuite placés dans de l'éthanol à 70% et au froid (5°) pour conservation. Nous avons pu observer des épillets en excellent état après plus d'un an de conservation dans ces conditions.

(2) Eclaircissement et observation

Les épillets sont placés, avant observation, dans un mélange éclaircissant dont la composition est la suivante :

acide lactique à 85%
hydrate de chloral
phénol
eugénol
xylène

en proportions 2:2:2:2:1 en poids. Ils doivent rester dans ce mélange pendant le temps nécessaire à leur décoloration, soit environ dix huit heures. Mais on peut aussi les laisser beaucoup plus longtemps, jusqu'à deux à trois semaines, sans dommage. Ceci permet de préparer simultanément un grand nombre d'observations.

Sur chaque lame utilisée, deux lamelles auront préalablement été fixées au baume du Canada, espacées d'environ un centimètre et demi. Ces lamelles serviront de support à la lamelle couvre-objet, empêchant ainsi un écrasement du matériel à observer. Les ovaires sont extraits, sous le stéréomicroscope, de la fleur hermaphrodite de l'épillet et placés sur la lame, dans une goutte de mélange éclaircissant.

Nous avons généralement observé 15 à 20 ovules (il n'y a qu'un ovule par ovaire) pour chaque plante, quand il s'est agit de déterminer la nature sexuée ou apomictique de celle-ci. Et 100 ovules, quand il s'est agit de préciser le potentiel de sexualité d'un apomictique facultatif (ou de vérifier une apomixie obligatoire).

Dans certains cas particuliers, comme pour l'analyse des produits de plantes apomictiques à fort taux de sexualité, la détermination de la nature sexuée ou apomictique de ces produits a nécessité l'observation de plus de 20 ovules (voir plus loin les analyses sur les descendances de T19-36,5).

La technique de Herr que nous avons utilisée dès 1973, avec de légères modifications, a été ensuite reprise par les autres équipes travaillant sur *Panicum maximum* (Hanna depuis 1976 et Nakajima depuis 1980).

Une autre technique d'éclaircissement a été récemment mise au point par Crane (1978) et utilisée, avec de légères modifications, par Young et al. (1979) sur le genre *Cenchrus*. C'est sans doute là une des meilleures techniques actuellement à notre disposition pour l'étude des Panicoïdées aposporiques et nous l'avons testée avec succès dans nos toutes dernières observations. Cette technique ne permet toutefois pas de différencier le cytoplasme des antipodes du cytoplasme des grosses cellules nucellaires adjacentes aussi bien qu'avec la technique de Herr. Des difficultés d'interprétation sont possibles.

CHAPITRE III

NATURE DE L'APOMIXIE DU *PANICUM MAXIMUM*

L'examen des différentes études déjà réalisées sur l'hérédité de l'apomixie a montré qu'il était nécessaire de préciser quelques points fondamentaux concernant la nature de l'apomixie, les relations entre les compartiments sexué et apomictique du complexe agamique, la liaison du caractère avec le niveau de ploïdie, et l'expression de celui-ci suivant les conditions d'expérimentation et les méthodes utilisées.

1. DIMORPHISME GAMÉTOPHYTIQUE ET STRUCTURE DES OVULES

Différents types de sacs embryonnaires s'observant chez les végétaux supérieurs, qui se caractérisent par leur mode de formation et/ou leur structure. Ils ont déjà fait l'objet de plusieurs descriptions (Maheshwari 1950, Battaglia 1963, Rutishauser 1967) auxquelles nous renvoyons.

Le type le plus fréquent, réalisé par environ 70 pour cent des plantes sexuées, est le type *Polygonum* (figure 4). Toutes les Graminées qui se reproduisent par voie sexuée forment leurs sacs embryonnaires suivant ce schéma, avec des antipodes généralement en nombre supérieur à 3 suite à une redivision des noyaux à ce pôle (planche VIII).

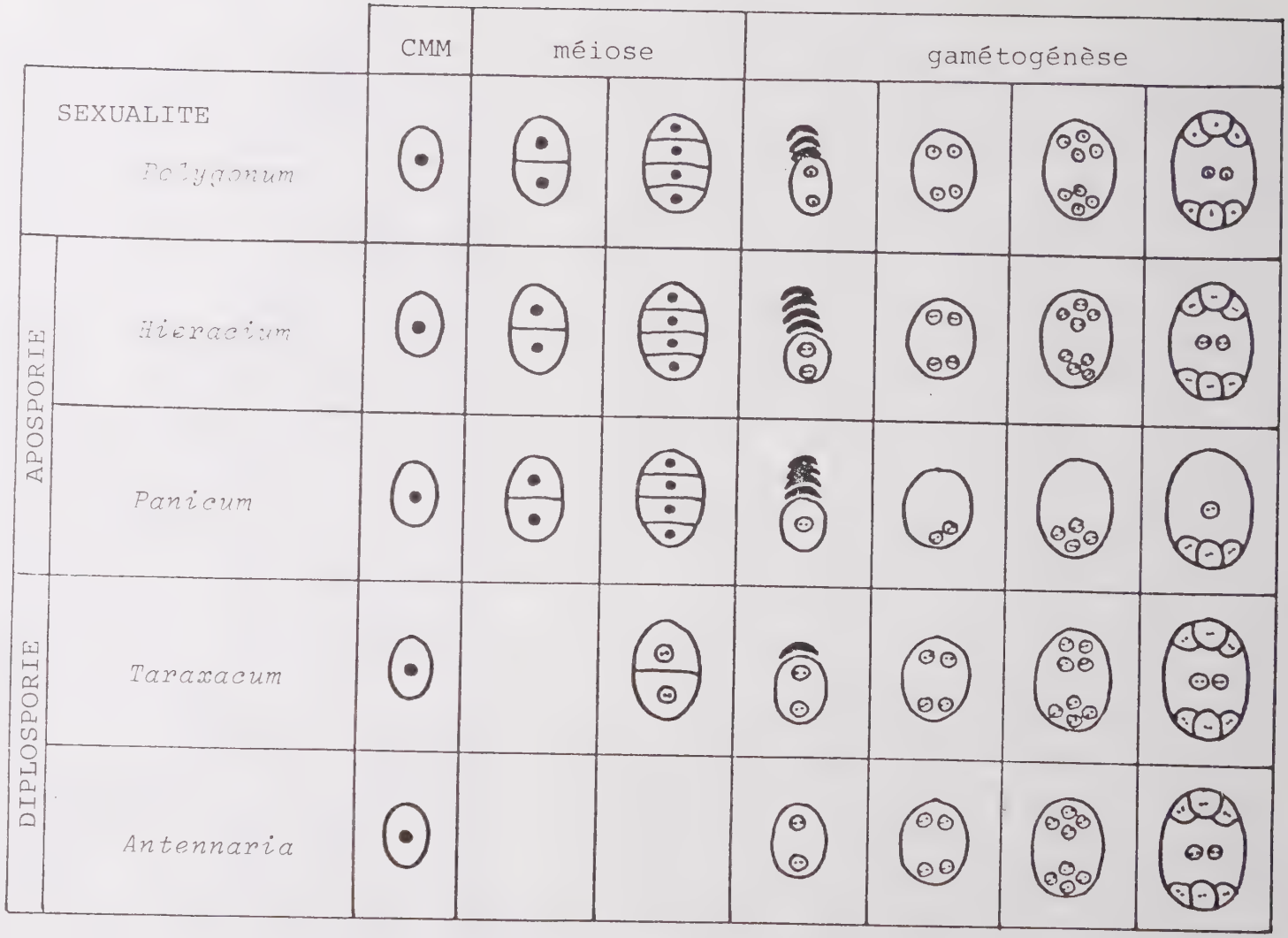
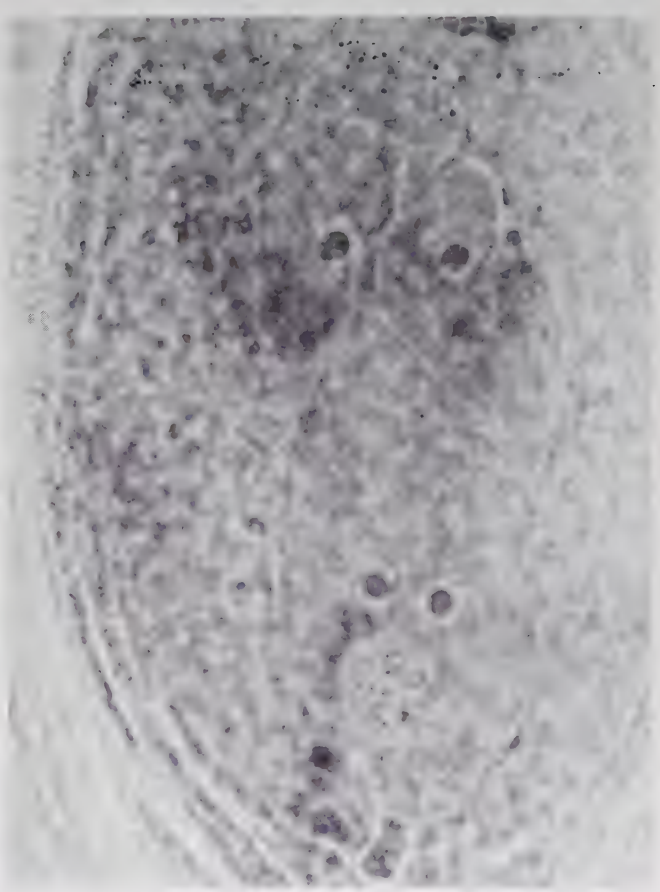
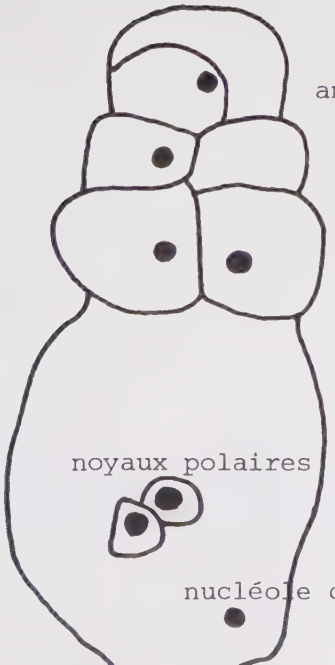


Figure 4. Principaux types de formation des sacs embryonnaires chez les végétaux supérieurs apomictiques, comparés au type sexué le plus fréquent. Le gamétophyte aposporique du type *Panicum* est le seul qui se distingue par sa structure (d'après Rutishauser 1967). CMM: cellule mère de la mégaspore.

PLANCHE VIII

Deux exemples de sacs embryonnaires de type sexué.





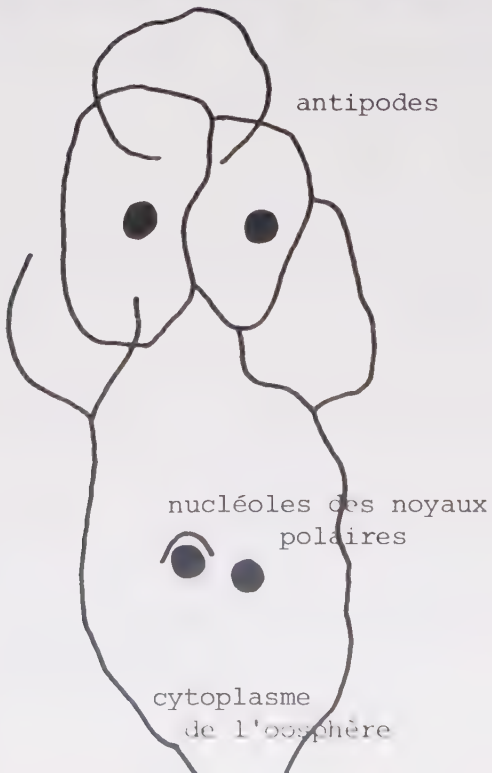
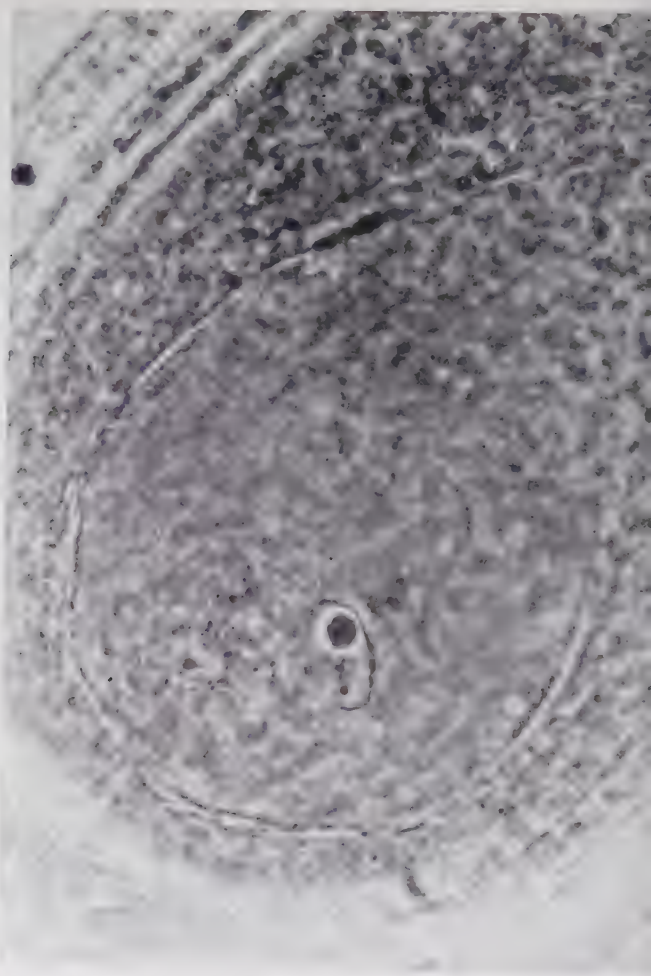
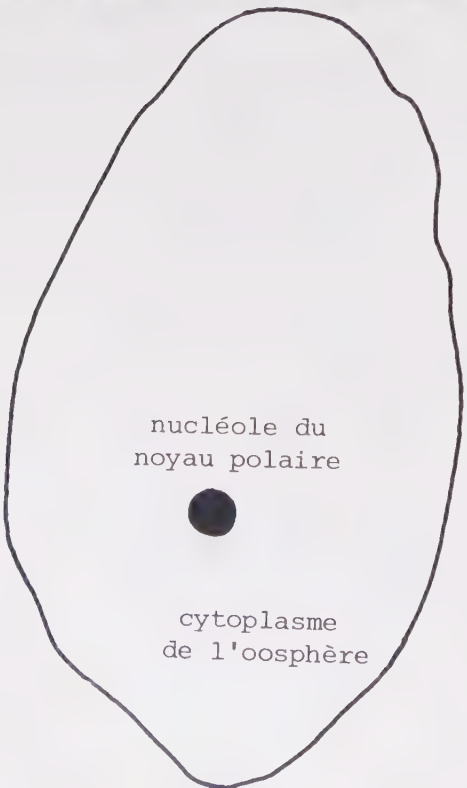
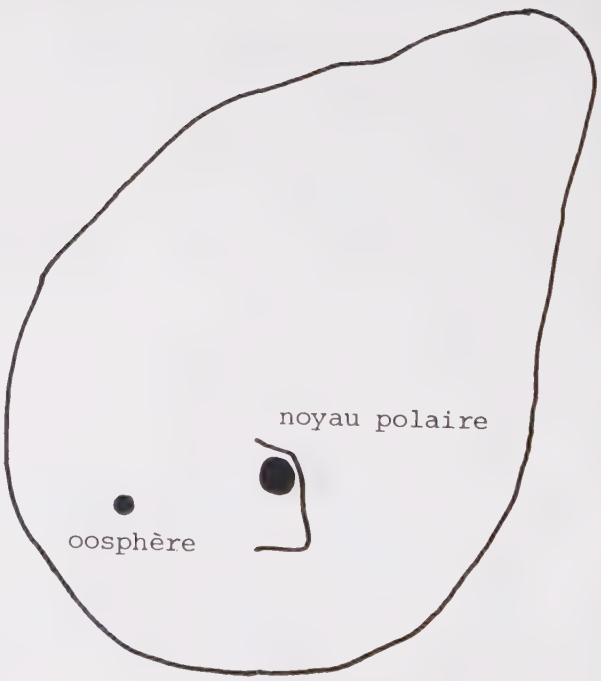


PLANCHE IX

Deux exemples de sacs embryonnaires de type aposporique.







Les plantes qui se reproduisent par apomixie gamétophytique montrent généralement des sacs embryonnaires qui ont la même structure - à 8 noyaux - que les sacs des plantes sexuées. La nature non réduite de chacun de ces noyaux n'est pas apparente. Les apomictiques de la sous-famille des Panicoïdées (Graminées) constituent une exception intéressante à la règle. Leurs sacs embryonnaires, issus d'une cellule somatique, mais après seulement deux mitoses, présentent une structure à 4 noyaux : une oosphère, deux synergides et un seul noyau polaire (planche IX).

Il est donc relativement aisé, dans le cas des Panicoïdées, de distinguer les plantes sexuées des plantes apomictiques par la structure des ovules et des sacs embryonnaires :

- les plantes sexuées ne possèdent que des sacs à 8 noyaux,
- les plantes apomictiques montrent des sacs à 4 noyaux.

Si l'on considère l'ensemble des espèces ou races apomictiques qui présentent des sacs à 4 noyaux, c'est-à-dire en fait la quasi totalité des Panicoïdées apomictiques (°), on peut s'interroger sur les raisons du succès d'une telle structure. L'analyse de la formation de la graine à partir des différents types de sacs embryonnaires présentés dans la figure 4 apporte un premier élément de réponse.

Dans le cas des plantes sexuées ayant des sacs embryonnaires de type *Polygonum*, et chez lesquelles il y a une double fécondation, le rapport de ploïdie entre l'embryon et l'albumen est de 2/3. Et dans l'albumen lui-même, la part maternelle est deux fois plus importante que la part paternelle. De tous les

---

(°) Tripsacum dactyloides a des formes diplosporiques avec des sacs embryonnaires à 8 noyaux, mais aussi des formes vraisemblablement aposporiques avec des sacs à 4 (Harlan, comm. pers.).

types d'apomixie, le type *Panicum*, c'est-à-dire l'aposporie des Panicoïdées, est le seul qui reconstitue ces équilibres (tableau IX).

Le rapport entre les apports maternels et paternels de l'albumen joue sans doute un rôle dans la bonne formation des réserves de la graine. Cet équilibre se trouve perturbé chez les plantes aposporiques de type *Hieracium*, et chez les plantes diplosporiques. Il est intéressant de noter qu'il peut se trouver naturellement rétabli par une double fécondation des noyaux polaires. Fait exceptionnel, peut-être simplement parce que cette observation est difficile, qui a néanmoins déjà été mis en évidence dans le genre *Ranunculus* par Rutishauser (1954) et Izmaiłow (1967). Ceci souligne la signification fonctionnelle de ces rapports (voir aussi Johnson et al. 1980).

Chez *Panicum maximum*, les diploïdes et les tétraploïdes sexués issus de ces diploïdes par traitement à la colchicine ne possèdent que des ovules à sac unique de type *Polygonum*. Les apomictiques peuvent par contre présenter des ovules de trois types :

a. ovules à plusieurs sacs embryonnaires,
b. ovules à sac unique à 4 noyaux,
c. ovules à sac unique à 8 noyaux.

Les résultats de l'analyse reportés dans le tableau X montrent que les ovules de type a sont de loin les plus fréquents. Sur un échantillon de 641 ovules présentant plus d'un sac embryonnaire, donc de type a, 206 possédaient un sac à 8 noyaux parmi les sacs présents. La position de ce sac, c'est-à-dire le fait qu'il soit rejeté vers un côté ou vers le pôle chalaze de l'ovule, ou bien qu'il soit proche du micropyle, et sa taille, inférieure ou supérieure à celle des sacs aposporiques voisins, sont significatives de l'avenir de ce sac dans sa compétition avec les sacs à 4 noyaux. Sur les 206

mode de reproduction	embryon	rapport emb/alb	dans l'albumen apport ♀	dans l'albumen apport ♂
SEXUALITE type *Polygonum*	2n	2/3	2n	n
APOMIXIE types *Hieracium*, *Taraxacum* ou *Antennaria*	2n	2/4 ou 2/5	4n	n ou 0°
APOMIXIE type *Panicum*	2n	2/3	2n	n

Tableau IX. Niveaux de ploïdie et rapports de ploïdie entre embryon et albumen, entre apport ♀ et apport ♂ dans la constitution de l'albumen, pour les principaux types d'apomixie. L'apomixie du type *Panicum* est la seule à rétablir tous les rapports existant chez les plantes sexuées.

(°) Les renoncules constituent peut-être une exception, où après double fécondation des noyaux polaires, le rapport 2/1 entre les apports ♀ et ♂ dans l'albumen se trouve rétabli. Mais dans ce cas le rapport emb/alb est encore davantage perturbé (emb 2n, alb 6n).

n°	nb ov	a	b	c	st	S%	n°	nb ov	a	b	c	st	S%
57	100	92	7	1	0	1	K100	100	94	5	1	0	1
64	100	63	11	22	4	22	K102	96	86	4	1	5	1,0
83	100	88	3	6	3	6	K105	100	97	1	1	1	1
93	100	88	12	0	0	0	K123	100	81	15	1	3	1
97	100	94	2	0	4	0	K133	119	103	12	4	0	3,4
102	100	22	37	40	1	40	K151	100	95	5	0	0	0
104	100	13	37	35	15	35	K153	100	96	4	0	0	0
267	155	37	83	35	0	22,6	K172	100	89	10	1	0	1
280	88	52	23	13	0	14,8	K180	100	90	5	4	1	4
304	100	85	11	4	0	4	K199	100	87	9	2	2	2
G3	119	91	27	1	0	0,8	K202	100	84	9	7	0	7
G6	100	82	15	2	1	2	K207	100	71	18	8	3	8
G8	100	78	12	9	1	9	K211	112	100	10	2	0	1,8
G13	100	23	20	53	4	53	K214	100	69	23	8	0	8
G16	100	78	17	4	1	4	K215	100	75	14	11	0	11
G17	128	124	2	2	0	1,6	K218	100	89	10	1	0	1
G19	100	86	12	2	0	2	K222	100	91	6	3	0	3
G23	133	118	9	6	0	4,5	K228	100	86	11	3	0	3
G30	100	89	9	0	2	0	K231	100	82	11	7	0	7
G41	76	14	42	20	0	26,3	K243	100	84	15	1	0	1
G43	100	89	9	1	1	1	K247	100	93	6	0	1	0
G64	100	89	7	2	2	2	K248	100	87	7	2	4	2
G69	100	86	13	0	1	0	T7	112	75	36	1	0	1,8
G90	100	41	36	20	3	20	T18	70	53	6	11	0	15,7
G100	100	17	44	39	0	39	T19	100	20	13	67	0	67
C1	150	130	6	14	0	9,3	T23	100	47	20	33	0	33
K4	110	79	26	5	0	4,5	T24	100	68	23	9	0	9
K20	67	61	5	1	0	1,5	T25	131	120	5	6	0	4,6
K26	103	100	1	2	0	1,9	T58	100	78	14	8	0	8
K30	100	96	4	0	0	0	T60	100	95	4	1	0	1
K33	100	81	16	3	0	3	T61	100	95	4	1	0	1
K34	100	93	6	1	0	1	T76	100	33	39	28	0	28
K42	100	76	20	4	0	4	T88	100	81	13	6	0	6
K48	100	95	5	0	0	0	T109	100	93	3	4	0	4
K76	123	84	22	15	2	12,2	T110	100	88	6	6	0	6
K77	145	116	18	11	0	7,6	T112	100	72	23	4	1	4
K83	116	36	75	3	2	2,6	T116	100	90	3	7	0	7
K89	100	69	13	18	0	18	T117	116	23	87	6	0	5,2
K97	100	93	2	5	0	5	KK15	100	95	5	0	0	0
K98	100	99	0	1	0	1	KK23	100	79	13	5	3	5

Tableau X . Analyse embryologique de 80 apomictiques de la collection. nb ov: nombre d'ovules analysés, a: nombre d'ovules à plusieurs sacs, b: nombre d'ovules à sac unique à 4 noyaux, c: nombre d'ovules à sac unique à 8 noyaux, st: nombre d'ovules stériles, S%: taux de sexualité.

Nous avons poursuivi une analyse engagée sur quelques apomictiques intéressants, et notamment sur les parents du diallèle de groupe (d'où les nombres d'ovules différents de 100), pour arriver au nombre de 80, ceci afin de pouvoir comparer nos observations avec les résultats obtenus chez 80 hybrides apomictiques. Ces plantes apomictiques, utilisées en complément à l'analyse préliminaire, ont été choisies au hasard dans la collection.

ovules mentionnés plus haut, 21 seulement montraient un sac à 8 en position favorable. Autrement dit, dans seulement 3 pour cent des cas où l'on observe des sacs multiples,un sac à 8 paraît pouvoir poursuivre son développement pour donner, après fécondation, une graine d'origine sexuée. Suite à cette observation nous avons considéré que les ovules de type a pouvaient être regroupés avec les ovules de type b pour calculer le degré d'apomixie d'une plante considérée.

L'évolution des différents types de sacs embryonnaires à l'intérieur d'un ovule à sacs multiples a déjà été étudiée chez d'autres plantes. Ces analyses apportent de nouveaux arguments en faveur de l'assimilation de ce type de structure à une structure apomictique :

Dans le complexe *Bothriochloa-Dichanthium*, Harlan et al. (1964) ont mis en évidence une différence dans la précocité relative des deux types de sacs, différence qui est fovorable aux sacs à 4 noyaux. Un développement plus précoce des sacs aposporiques est également signalé par Snyder (1957) chez *Paspalum secans*. Müntzing suggère que c'est l'inverse dans le cas des *Potentilla*, ce que les études ultérieures n'ont pas confirmé. Dans l'espèce *Agropyrum scabrum*, Hair (1956) constate que le développement du pro-embryon non réduit commence très souvent avant l'anthèse. Et chez le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* un embryon précoce est observé dans 50 à 90 pour cent des ovules des plantes apomictiques, alors que c'est un phénomène extrêmement rare chez les formes sexuées de ce complexe.

Chez *Panicum maximum*, nous avons constaté l'existence d'ovules sans sac embryonnaire formé, à notre stade de prélèvement, c'est-à-dire alors que les stigmates sont apparents à l'extérieur de la fleur, turgescents et réceptifs. Ces ovules "vides" sont de deux types. Dans le premier la structure d'ensemble est déformée, et le nucelle est composé de

grandes cellules qui paraissent vides. C'est le type stérile que nous mentionnons dans le tableau X. Dans le second, l'ovule, et à l'intérieur le nucelle, ont une structure normale. De plus on peut souvent observer une cellule centrale allongée, avec un nucléole visible. On observe également quelquefois des stades intermédiaires de la gamétogénèse, avec des structures à 2 ou 4 noyaux. Toutes ces observations suggèrent que nos ovules vides sont dans ce cas des ovules trop jeunes.

De plus, si ces stades à 2 ou 4 noyaux sont bien des stades précoces, ils correspondent de toute évidence à des stades précoces d'un développement sexué. Les noyaux sont en effet répartis aux deux pôles, alors que dans le cas de développement aposporique on observe tous les noyaux du même côté (voir figure 2).

Une deuxième observation, qui vient confirmer l'hypothèse avancée précédemment, est que la fréquence des ovules sans sac formé est considérablement plus importante chez les plantes sexuées que chez les plantes apomictiques :

- sur 1.005 ovules de plantes apomictiques, 14 sont sans sac,
- sur 1.007 ovules de plantes sexuées, 341 sont de ce type.

Ces observations ont plusieurs conséquences. D'abord, lorsqu'on analysera le potentiel de sexualité d'un apomictique facultatif en observant une centaine d'ovules, on pourra considérer les ovules trop jeunes comme des sexués potentiels et les regrouper avec les ovules à sac unique à 8 noyaux. Ensuite, ces observations mettent en évidence une différence de précocité relative dans le développement des deux types de sacs. Ce résultat est à rapprocher de ce qui a été observé chez *Bothriochloa* et *Dichanthium*. Mais ceci est également à rapprocher des observations faites sur les ovules à sacs multiples.

Si dans les ovules à sacs multiples les sacs à 8 noyaux paraissent généralement plus petits, c'est probablement parce qu'ils se sont développés après les sacs à 4. Cette différence de maturité est un facteur défavorable à une bonne compétition des sacs sexués. Selon Harlan et al. (1964), deux autres facteurs peuvent encore intervenir dans le sens d'une non compétitivité de ces sacs sexués : la désintégration précoce et/ou plus fréquente de ces sacs, et une différence de précocité dans le développement des embryons au bénéfice de ceux qui proviennent d'un sac aposporique. Ces auteurs ont observé un tel développement précoce chez les sacs à 4 noyaux. Mais dans le cas du *Panicum maximum*, il semble que ce soit l'albumen fécondé qui commence le premier son développement.

Il faut également noter que si les ovules à sacs multiples, chez *Panicum maximum*, présentent rarement un sac à 8 noyaux en position favorable - ce que nous avons signalé plus haut - ils ne conduisent que rarement aussi à l'obtention d'embryons doubles, signalés dans l'espèce par Combes (1972), et surtout dans des descendances de T19, produisent généralement des plantes faibles qui se trouvent éliminées par compétition.

Mais la conséquence la plus importante sans doute, de l'observation d'une différence dans la précocité de développement des deux types de sacs, c'est que sexualité et aposporie apparaissent alors comme deux processus indépendants : l'apomixie n'apparaît pas comme une alternative allélique, les deux processus coexistent. L'apomixie semble se surajouter à un processus déjà existant (Harlan et al. 1964).

Quand nous allons analyser le mode de reproduction de nos plantes, deux types de problèmes vont se poser, selon qu'il s'agira de :

- déterminer l'aptitude d'une plante à former des sacs à 4 noyaux en plus de son développement sexué normal,

- déterminer jusqu'à quel point ce développement aposporique additionnel prend le pas sur le développement sexué normal. Autrement dit, déterminer la présence ou l'absence d'apomixie dans le premier cas. Et déterminer le taux de sexualité résiduelle de l'apomictique facultatif dans le second.

Pour la détermination de la nature sexuée ou apomictique d'une plante, et compte tenu de la technique cytologique dont nous disposons, l'outil embryologique paraît de loin le plus efficace. Des tests témoins sur descendances ont montré que c'était un outil fiable : les clones déterminés apomictiques au niveau embryologique ont tous donné une descendance homogène, et les clones considérés comme sexués ont tous donné des descendances hétérogènes (voir tableau XI).

Un problème plus délicat est posé par l'appréciation du taux de sexualité des apomictiques facultatifs. Quel critère, cytologique (analyse des sacs embryonnaires) ou morphologique (analyse des descendances) doit-on de préférence utiliser ?

2. CRITÈRE CYTOLOGIQUE ET CRITÈRE MORPHOLOGIQUE

Nous avons choisi, dans notre étude, de procéder presque exclusivement à des analyses cytologiques, contrôles des niveaux de ploïdie et observation des sacs embryonnaires. Les études réalisées par les équipes américaines reposent, quant à elles, essentiellement sur des analyses de descendances.

En fait il est, de toute évidence, difficile de mener de front les deux types d'analyse sans hypothéquer gravement le volume du matériel qu'on peut ainsi manipuler, et donc la valeur de l'analyse génétique elle-même. Or chez les Panicoïdées, la particularité structurale liée à l'aposporie peut précisément permettre de faire un choix.

nature du criblage	observations	
	plante sexuée	plante apomictique
criblage embryologique (sur la plante)	un seul sac/ovule structure à 8: 2 NP + antipodes	généralement plusieurs sacs/ovule structure à 4: 1 NP, pas d'antipode
criblage biochimique par electrophorèse (sur la descendance au stade plantule)	descendance hétérogène	descendance homogène
criblage morphologique (sur la descendance au champ) °	descendance hétérogène	descendance homogène

— facteur temps →

° (progeny-tests)

Tableau XI . Les différents niveaux de détermination de la nature sexuée ou apomictique des plantes chez les Panicoïdées.

La critique la plus fréquente au choix du critère cytologique est l'apparente absence de corrélation entre ce que l'on observe au niveau du microscope, sur une centaine d'ovules, et ce qui s'observe au champ, dans les descendances d'apomictiques facultatifs. Le taux de hors-types (HT) est généralement très inférieur au taux de sexualité cytologique (S) estimé par les ovules à sac unique à 8 noyaux.

Les résultats de Warmke (1954), Combes (1972), sur *Panicum maximum*, ainsi que ceux de Harlan et al. (1964) sur les expèces du complexe *Bothriochloa-Dichanthium*, sont résumés dans le tableau XII.

Combes (1972) a présenté un schéma théorique en explication à l'écart observé entre ces deux mesures de la sexualité, basé sur l'observation de phénomènes de stérilité au niveau de la graine, ou de létalité au niveau des plantules (figure 5). Nous avons essayé de préciser expérimentalement l'importance de la contre-sélection des plantes hors-types aux différents niveaux de développement en utilisant la variété 267 (Common guinea) déjà étudiée par Combes. Notre mesure de la sexualité au niveau cytologique, sur 155 ovules, a été de 22,6%. Et les analyses de descendances réalisées par Warmke, Pernès et Combes, réunies, indiquent un taux moyen de hors-types de 3,8%. D'après Combes (1972), la contre sélection des plantes issues du processus sexué s'opère surtout au niveau de la germination, et ensuite au stade plantule.

Les descendances étudiées sont toujours le résultat d'une mise en germination en boites de Pétri, suivie d'un repiquage à huit jours en pots, et enfin d'un deuxième repiquage, vers un mois et demi à deux mois, en plein champ. Utilisant une technique de culture d'embryon mise au point par Réné (non publié) et Souciet (1978), il nous était possible d'envisager une germination proche de 100% et donc la récupération de tous les hors-types potentiels. Mais le problème du premier

variétés	auteurs	nb pl.	% HT	nb ov.	% S
A. Le complexe *Panicum*					
Common guinea var. Mayaguez	Warmke (1954)	1365	4,7	115	33,9°
Common guinea var. Isabela	Warmke (1954)	1106	2,6		
Common guinea var. 267	Combes (1972)	551	4,0	40	25,0
	Savidan (1975)			155	22,6
Gramalote	Warmke (1954)	1103	1,3	57	0
T19°°	Savidan (np)	236	46,6	100	67
T25	Combes (1972)	103	5,0		
	Savidan (np)			131	4,6
B. Le complexe *Bothriochloa-Dichanthium*					
D. annulatum 3182	Harlan et al. (1964)	121	6,5	187	3,0
D. annulatum 4099	-	593	21,5	250	28,0
B. grahamii 2655	-	896	10,2	343	6,6
D. papillosum 4083	-	58	1,7	124	37,7
B. ischaemum 2582	-	159	0	206	10,9

Tableau XII. Relation entre taux de sexualité au champ et taux de sexualité "cytologique" chez des plantes du complexe *Panicum* et du complexe *Bothriochloa-Dichanthium*. Les résultats non cohérents sont soulignés.

(°) Les données de Warmke ne permettent pas de calculer un taux d'ovules à sac unique à 8 noyaux. Notre valeur de S serait donc inférieure à celle de Warmke qui tient compte de tous les sacs à 8, y compris ceux qui se trouvent en compétition avec des sacs aposporiques. Noter qu'utilisant des méthodes de calcul différentes, les auteurs obtiennent des résultats semblables, et non cohérents. Ceci montre qu'il y a là autre chose qu'une conséquence de la technique utilisée.
(°°) Hybride interspécifique (voir matériel).

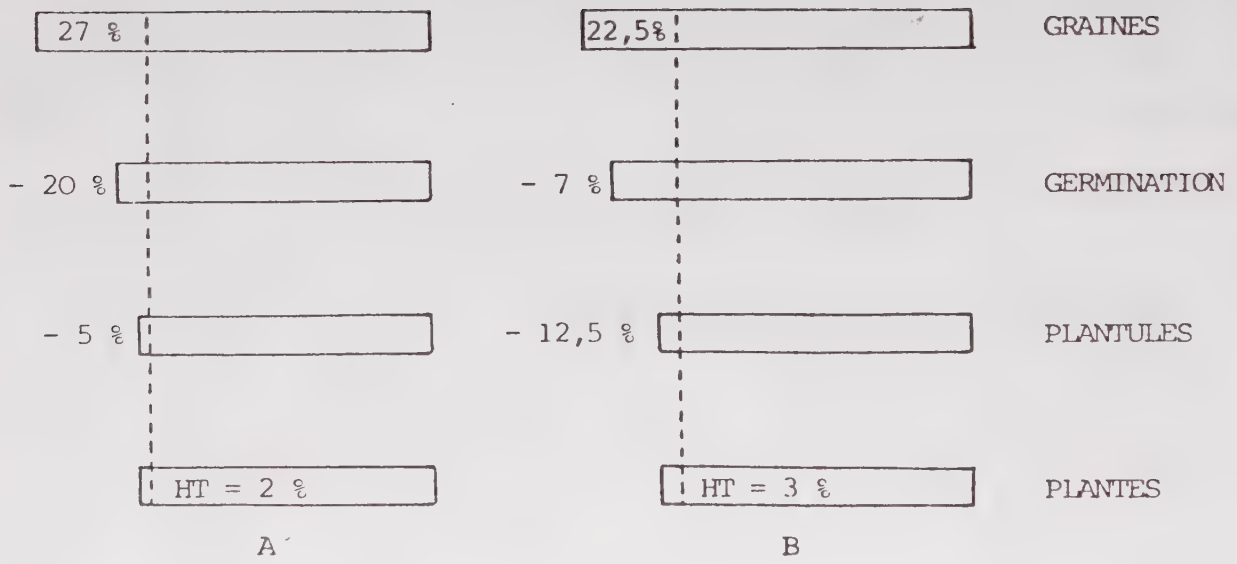


Figure 5. Estimation des pertes en hors-types au différents stades de développement du Panicum maximum. D'après Combes (schéma A) la sélection intervient plus à la germination qu'au cours des repiquages. Dans notre schéma (B) le taux de sexualité au départ est plus faible car les sacs à 8 présents dans les ovules à sacs multiples ne sont pas pris en considération.

repiquage en terre se reposait et un grand nombre de plantules auraient été perdues à ce stade. Nous avons donc procédé à une mise en germination de graines entières, directement en terre, dans des terrines permettant la croissance des plantes jusqu'à un mois et demi - deux mois. Le taux de germination dans ces conditions a été de 54,5%. Et sur 478 plantes observées à deux mois, 404 étaient de phénotype maternel et 74 de phénotype différent, avec une taille toujours nettement inférieure au type parental. Le taux de hors-types obtenu en absence de repiquage est donc de 15,5% pour la variété 267. On s'explique fort bien la contre-sélection et le faible taux de hors-types au champ quand on observe, dans les terrines, des plantes d'une hauteur inférieure à 10cms, à un moment où les plantes de phénotype maternel atteignent 50 à 60 centimètres. Ces plantes sont évidemment appelées à disparaître au cours des repiquages et des traumatismes qui leur sont liés.

Warmke, Bogdan, puis Javier (1970), ont observé des plantes apomictiques qui possédaient deux types de sacs embryonnaires, à 8 ou à 4 noyaux. Le fait que le taux de hors-types au champ ne recouvrait pas le taux de sacs à 8 noyaux leur a permis de douter de la nature méiotique des sacs à 8. Avec le matériel collecté par Combes et Pernès (1970), il y a eu à cette discussion un apport nouveau et déterminant : les plantes qui se reproduisent de manière sexuée n'ont que des sacs à 8. Il n'existe simultanément les deux types de sacs que chez les plantes apomictiques. Le problème de la correspondance entre ces deux types de sacs et le degré d'hétérogénéité des descendances trouve sa solution dans l'examen des résultats de notre expérimentation avec le 267. Les graines, qui ont été récoltées sur une parcelle uniforme repiquée avec le 267, et non sur une plante en collection entourée de clones différents, sont le produit d'une autopollinisation ou d'une pollinisation par une plante voisine *génétiquement identique*, ce qui revient au même. Les hors-types sont donc résultat d'autofécondation, chez une structure très hétérozygote. Ce qui

peut expliquer la vigueur, toujours réduite, de ces plantes.

Ainsi il semble bien que le principal niveau de contre sélection de ces produits de sexualité ne se situe pas au moment de la germination, mais au cours des repiquages, et porte sur le caractère vigueur générale de l'individu.

Une autre observation, qui peut nous amener à remettre en cause la nature sexuée, méiotique, des sacs à 8 noyaux, c'est le fait qu'il existe des plantes à 2n+n et/ou 2n+2n chromosomes dans la descendance de plantes qui ne présentent justement que des sacs à 8 et que nous avions donc classées comme sexuées.

Ceci pose le problème de la valeur de notre critère de sexualité, et d'une manière plus générale, le problème des relations entre modes de reproduction et niveaux de ploïdie. Ce que nous abordons dans les paragraphes suivants.

3. ORIGINE DE LA POLYPLOIDISATION

Les sacs embryonnaires à 4 noyaux des Panicoïdées aposporiques sont non réduits. C'est ce qui se traduit, dans les descendances, par l'homogénéité et l'identité phénotypique avec la plante-mère. Les plantes produites possèdent 2n+0 chromosomes. Un résidu de sexualité conduit à des hors types n+n, et quelquefois à des hors-types n+0, que nous appelons dihaploïdes puisqu'issus de tétraploïdes. Mais une troisième catégorie de plantes peut être observée dans la population de hors-types, qui résultent de la fécondation de quelques gamètes femelles non réduits (plantes 2n+n). La fréquence d'observation de ces types (figure 6) dépend du degré de liaison entre les processus de non réduction gamétique (aposporie) d'une part, et de non fécondation (parthénogénèse) d'autre part. Le taux très faible de plantes à 48 chromosomes dans les

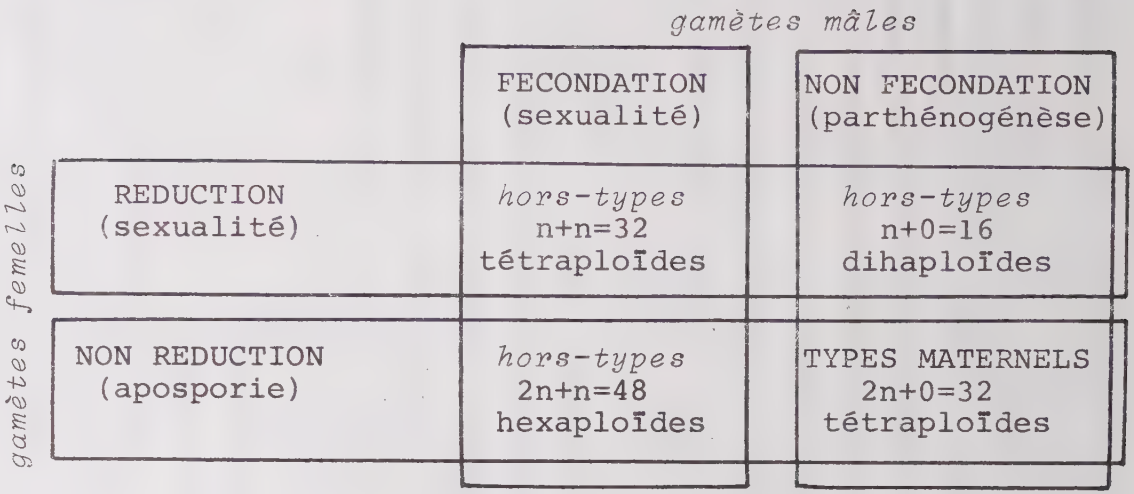


Figure 6. Schéma d'une descendance de plante à apomixie facultative, avec trois catégories de hors-types résultant des différentes associations possibles des caractères réduction/non réduction et fécondation/non fécondation.

descendances apomictiques - environ 1% (Combes 1972) - traduit donc, chez *Panicum maximum*, une très forte liaison entre aposporie et parthénogénèse. Nous reviendrons sur ce point dans les chapitres suivants.

Mais un problème tout différent se pose quand une proportion importante des hybrides obtenus par croisement d'une plante tétraploïde entièrement sexuée avec un apomictique naturel, possède 48 (hexaploïdes) ou 64 (octoploïdes) chromosomes. Dans le tableau XIII, qui résume les dénombrements chromosomiques effectués sur les hybrides obtenus à l'issue de ce que nous avons appelé le diallèle de groupes, 50 plantes sur 333, c'est-à-dire 15 pour cent des produits, proviennent d'une association 2n+n ou n.2n. La non réduction peut apparaître aussi bien du côté mâle que du côté femelle, comme le montrent les cinq hybrides octoploïdes issus - tous les cinq - du même apomictique C1. Toutefois cette non réduction mâle est minimisée du fait de la compétition qui intervient entre le pollen normal euploïde et ce pollen non réduit. Le résultat est que la plupart des produits à 48 chromosomes proviennent très certainement de la fécondation, par un pollen réduit, d'un gamète *femelle* non réduit.

L'aptitude à donner de tels hybrides par fécondation de gamètes non réduits semble varier d'une plante sexuée à l'autre. C'est ainsi que la parent T44.T a donné 13 plantes hexaploïdes et une octoploïde sur 17 hybrides obtenus. A l'inverse, sur 94 hybrides ayant IS4 comme géniteur femelle, un seul est hexaploïde. Le parent T44.T, suite à cette observation, a fait l'objet d'une analyse embryologique particulière. Sur 268 ovules observés, aucun ne présentait de sac à 4 noyaux. Ce qui traduit deux faits. D'abord, tous les sacs à huit ne sont pas des sacs réduits. Ensuite, il existe deux types de sacs embryonnaires non réduits, deux structures, qui correspondent à deux processus de non reduction bien différents :

plantes	*n+0*	*n+n*	*±n+n*	*2n+n*	*2n+2n*	*total*
2n=	16	32	±32	48	64	
A. tétraploïdes sexués artificiels ♀						
T34.T	0	5	1	3	0	9
T44.T	0	2	1	13	1	17
K189.T	0	25	6	2	2	35
S2.T	1	32	4	14	0	51
B. tétraploïdes sexués hybrides ♀						
P2	0	35	3	4	2	44
IS3	1	70	4	8	0	83
IS4	0	86	7	1	0	94
total	2	255	26	45	5	333

	32	≠	tot
A.	64	48	112
B.	191	30	221
tot	255	78	333

Tableau XIII. Niveaux de ploïdie des hybrides obtenus suite aux croisements du "diallèle de groupes". Les fréquences d'anomalies chromosomiques observées pour les sexués artificiels et pour les sexués hybrides sont significativement différentes.
Les aneuploïdes mentionnés dans la colonne ±n+n ont 30, 31, ou 33 chromosomes.

Dans leur analyse sur l'origine de la polyploïdie, Harlan et de Wet (1975) ont mentionné 68 genres chez lesquels des hybrides 2n+n ont été signalés. Liste qui n'est pas exhaustive. Les auteurs expliquent que la méiose est un processus qui n'est sans doute pas régulier dans cent pour cent des cas, et que cette non réduction gamétique est en quelque sorte une échappatoire pour des plantes sexuées placées dans de mauvaises conditions de pollinisation. Ce qui est par exemple réalisé dans une hybridation contrôlée entre plantes génétiquement très éloignées. La production de gamètes non réduits, qui sont ensuite fécondés, semble bien être la source principale de polyploïdisation chez les plantes supérieures. Hypothèse qui contredit les affirmations de Stebbins (1950, 1971) selon qui la polyploïdisation se fait par doublement chromosomique juste après hybridation et fécondation. Mais deux fois n+n' n'est pas équivalent à 2n+n', et ce dernier type de structure est trop fréquemment rencontré pour être négligé. Il s'agit, à notre sens, du principal processus d'échanges géniques entre les compartiments diploïde et tétraploïde du complexe agamique. Et pour démontrer le bien fondé de cette hypothèse, dans le cas particulier du *Panicum maximum* qui nous intéresse, nous avons réalisé plusieurs croisements du type 2x-x-4x, entre diploïdes sexués et tétraploïdes apomictiques. C'est par cette voie que Harlan et al. (1964) ont obtenu leur premier tétraploïde sexué. Et c'est par cette voie que la variabilité naturelle peut s'entretenir, puisqu'on ne rencontre pas apparemment de colonies tétraploïdes sexuées dans la nature, mais seulement des diploïdes en mélange avec des apomictiques tétraploïdes, et ce à l'intérieur d'une même population (Pernès 1972). Les résultats de ce type de croisement sont résumés dans le tableau XIV.

Parlant d'une polyploïdisation réalisée suivant ce shcéma, Mendiburu et Peloquin (1976) utilisent le terme de "sexual polyploidization". Et ce terme de polyploïdisation sexuée peut, dans le cas de notre matériel, être opposé à une "polyploïdisation

type de croisement	nombre de plantes à 2n=				
	16	24	32	48	64
2x sexué x 2x sexué	212	<u>3</u>	<u>1</u>		
2x sexué x 4x apomictique	12°	5	<u>7</u>		
4x sexué x 4x apomictique°°	2		281	<u>45</u>	<u>5</u>

Tableau XIV. La polyploïdisation sexuée chez *Panicum maximum*. Les hybrides résultant de la fécondation d'un gamète non réduit sont soulignées.
(°) produits d'autofécondation
(°°) résultats qui portent uniquement sur le diallèle de groupes.

aposporique", celle qui conduit à nos hors-types à 48 dans les descendances d'apomictiques facultatifs. Sur les 68 genres signalés par Harlan et de Wet (1975) produisant des hybrides de type 2n+n, il faut remarquer que les 2/3 environ ne contiennent aucune espèce apomictique connue.

De ceci il ressort qu'il y a vraisemblablement deux types de polyploïdisation qui correspondent, dans le cas du *Panicum*, à deux types de structure embryonnaire. La polyploïdisation de type aposporique se fait par fécondation d'une oosphère non réduite dans un sac embryonnaire à 4 noyaux. La polyploïdisation sexuée est liée à la production de gamètes non réduits dans des structures à 8 noyaux.

La conséquence immédiate de cette observation est que si l'on peut écrire la relation :

apomixie = non réduction + parthénogénèse,

on ne peut considérer l'observation d'une non-réduction comme étant obligatoirement un élément d'apomixie.

La notion d'élément d'apomixie, utilisée très tôt pour désigner les deux composantes du processus (voir Gustafsson 1946, Stebbins 1950), conduit à certaines erreurs dès lors que le but poursuivi est d'utiliser l'apomixie pour l'amélioration des plantes. L'observation d'hybrides non réduits dans les croisements *Lolium* x *Festuca* (Gröber et al. 1974) ou dans les produits d'une sélection récurrente maïs x *Tripsacum* (Petrov et al. 1978) ne traduit pas nécessairement une tendance à l'apomixie. Elle est plus vraisemblablement le résultat d'une perturbation du régime sexué, elle-même conséquence de l'hybridation intergénérique. Plus généralement, un programme de recherche qui tente de recombiner des types possédant la non-réduction et des types qui présentent une bonne aptitude au développement parthénogénétique de leurs gamètes, n'a peut-

être que des chances limitées d'aboutir à l'obtention de types apomictiques. Nous reviendrons sur ce point à la fin du chapitre V, après avoir précisé le système étudié.

4. HAPLOÏDISATION

Partant de deux couples réduction/non réduction d'une part, et fécondation/non fécondation d'autre part, quatre types de plantes peuvent se trouver réalisés, dans la descendance d'un apomictique facultatif. Ce que nous avons résumé dans le schéma de la figure 6 (page 63).

D'après les observations de Combes (1972), les plantes n+n constituent environ les deux tiers des hors-types qui subsistent au champ. Et les plantes 2n+n le tiers restant. Les dihaploïdes sont des plantes exceptionnelles, qui ne peuvent en fait s'observer que dans des descendances particulières montrant un pourcentage de hors-types largement supérieur à la moyenne.

Le tableau X nous a permis de signaler que le potentiel de sexualité des apomictiques facultatifs est généralement assez faible. Quelques plantes font cependant exception, dont le clone T19, collecté près de Bagamoyo en Tanzanie. Morphologiquement, cette plante à toutes les caractéristiques qu'on attend d'un hybride interspécifique entre *Panicum maximum* et *P. infestum*. Avec un taux de sexualité cytologique de 67 pour cent, elle produit près de 50 pour cent de hors types dans ses descendances (tableau XI). Cette variation est favorable à l'obtention de dihaploïdes puisqu'entre les analyses de Combes (1972) et aujourd'hui, 65 dihaploïdes dérivés de ce T19 ont été isolés.

L'étude des descendances reportées dans le tableau XV est également intéressante en ce qui concerne le rôle du pollen dans la formation des graines. Nous avons déjà signalé que le pollen des plantes apomictiques n'était apparemment pas touché par le processus : il est toujours réduit et viable. De même, nous avons signalé qu'il avait un rôle dans la formation de l'albumen, et un rôle capital sur le plan fonctionnel aux premiers stades de la germination. Souciet (1978) a souligné la relation dormance - composition de l'albumen. Ici (tableau XV) apparaît un autre type d'influence du pollinisateur. Suivant celui-ci, le taux de sexualité ne varie pas - il s'agit bien d'un potentiel de la plante-mère - mais on observe par contre une différence dans la nature des hors-types obtenus. Observation qui rejoint celles que nous avons déjà faites plus haut à propos de la polyploïdisation : l'autopollen conduit à peu de hors types 2n+n, un pollen très différent conduit à l'observation de plus de 2n+n et aussi plus de dihaploïdes.

Globalement, on constate que le pollen des plantes étudiées, même s'il n'est apparemment pas touché par le ou les gènes d'apomixie, n'est pour autant pas neutre quant à la structure des descendances obtenues.

Les dihaploïdes obtenus dans ces descendances de T19-36,5 (lui-même descendant de T19), ont en commun une faible vigueur. Ces plantes ont en général un tallage abondant, un port dressé, des feuilles fines. Elles rappellent donc les hauts producteurs fourragers de type C1 (voir matériel et méthodes page 32), mais sans en avoir la taille, et de plus elles disparaissent régulièrement après quelques années en collection. Cinq d'entre elles sont encore maintenues. En plus de leur faible adaptabilité sur le plan morphologique, ces plantes sont entièrement stériles (planche X).

La méiose des premiers dihaploïdes obtenus a été analysée par Combes (1972). Ces premières analyses avaient montré que

type de croisement	nb pl.	HT %	% dans les HT		
			16	32	48
T19-36,5 x lui-même	236	46,6	3,9	96,1	0
T19-36,5 x 4x sexués	585	50,3	10,5	77,9	11,6

Tableau XV. Dénombrements chromosomiques dans les hors types des descendances de T19-36,5.
Si le pourcentage de hors-types n'apparait pas significativement différent dans les deux descendances, la répartition des différents types de hors-types n'est pas la même en fonction du pollinisateur.

les dihaploïdes pouvaient avoir un comportement régulier, avec 8 bivalents. Nous avons repris ce type d'analyse sur 24 dihaploïdes différents. Des univalents sont observés dans quatre cas, les vingt autres plantes ayant des méioses parfaitement régulières.

Une analyse florale a été réalisée sur ces mêmes 24 dihaploïdes. Elle a porté sur l'ouverture des épillets, la déhiscence des anthères, la coloration du pollen au carmin, l'apparition de stigmates réceptifs, et quand cela a été possible, sur l'embryologie. Les résultats sont reportés dans le tableau XVI. Il apparaît que tous ces dihaploïdes sont mâle-stériles. L'observation des ovules de deux d'entre eux permet d'envisager une fertilité femelle très partielle, liée à la formation de sacs embryonnaires de type aposporique. Toutefois, après pollinisation libre, et toutes ces plantes étant entourées de bons pollinisateurs diploïdes et tétraploïdes, deux graines seulement ont pu être récoltées, sur un total de 120 inflorescences ; et ces deux graines n'ont pas germé.

La faible vigueur et la stérilité de ces dihaploïdes ne sont pas des indices favorables, quant à un rôle possible de ces plantes dans les échanges géniques entre les différents compartiments du complexe *Panicum*. De la même manière, de Wet (1968), qui a étudié des dihaploïdes d'origine allotétraploïdes chez *Dichanthium* conclut-il que ce sont des plantes "peu adaptées à une survie dans le nature". Si l'on se reporte aux résultats des analyses de Pernès (1971) sur la génétique des populations apomictiques, qui montrent essentiellement qu'en cas d'apparition d'un gène d'apomixie, ce mode de reproduction envahit peu à peu toute la population, on voit que cette non viabilité de formes diploïdes potentiellement apomictiques a un sens évolutif. Le complexe sait protéger sa sexualité.

dihaploïdes	♀ et ♂ st	♂ st	nb épillets prélevables
DHS 1	+		
DHS 2	+		
DHS 3		+	3
DHS 4		+	7
DHS 5		+	35: 3APO32st
DHS 6	+		
DHS 7	+		
DHS 10		+	50: 19APO31st
DHS 12	+		
DHS 13	+		
DHS 14		+	2
DHS 16		+	3
DHS 17	+		
DHS 18	+		
DHS 19		+	10
DHS 20	+		
DHS 21		+	1
DHS 22	+		
DHS 23	+		
DHS 24	+		
DHS 25	+		
DHS 26	+		
DHS 28	+		
DHS 30	+		

Tableau XVI . Stérilité des dihaploïdes d'origine T19. L'analyse embryologique n'a été réalisée que dans les deux cas où un nombre suffisant de fleurs avaient des stigmates apparents. APO: ovules montrant un sac à 4 ou ovules à sacs multiples; st: ovules stériles.

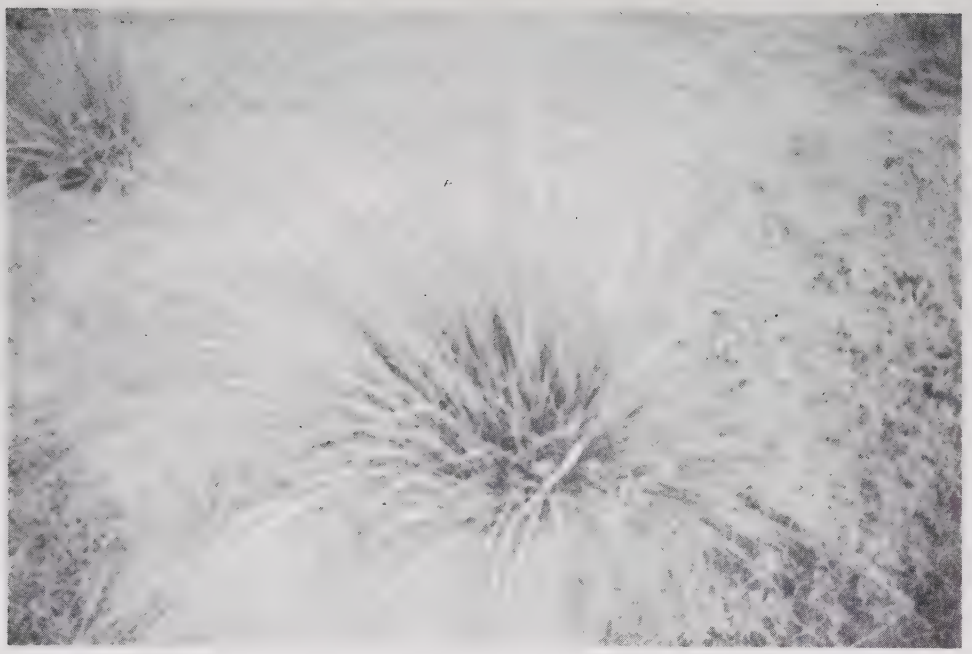
On peut objecter à ce qui précède qu'il existe des diploïdes apomictiques connus dans la nature chez d'autres espèces. C'est notamment le cas chez les Potentilles et chez *Parthenium*, mais ces exemples ne remettent pas en cause le modèle de génétique des populations mentionné ci-dessus : la sexualité, dans ces exemples, a une place beaucoup plus importante que dans nos complexes graminéens, et d'autres barrières, spécifiques par exemple, peuvent la protéger.

Nous avons obtenu deux dihaploïdes d'un type nouveau dans la descendance des croisements sexué x apomictique de la série dite du diallèle de groupes (tableau XIII). L'un provient du parent digénique S2.T (digénique parce que directement issu d'un doublement de matériel diploïde), et l'autre de l'hybride sexué (K189.T x G3) IS3 (°). Ces deux dihaploïdes ont donc une origine autotétraploïde, au contraire des dihaploïdes dérivés du T19. Et à la différence de ceux-ci, ils montrent à la fois une bonne vigueur et une bonne fertilité (planche X). Une analyse embryologique, réalisée sur 41 et 53 ovules respectivement, a montré que ces deux plantes ne possédaient que des ovules à sac unique à 8 noyaux. Ce sont donc des plantes sexuées.

Par ailleurs, dans la descendance du croisement IS4 x G17, dans lequel IS4 est une plante sexuée soeur de IS3 (c'est-à-dire K189.T x G3), et G17 le parent mâle apomictique, un hybride tétraploïde particulier a été obtenu, qui présentait encore une certaine aptitude à faire des sacs embryonnaires à 4 noyaux, mais avec un taux de sexualité considérable. Quatre prélèvements ont été réalisés et pour un total de 358 ovules observés, ce taux de sexualité était de 81,6%.

(°) nomenclature : IS3 est le numéro de code d'un hybride. Dans la parenthèse qui précède, la première plante indiquée, K189.T, est son parent femelle sexué ; la seconde, G3, son parent mâle apomictique.

PLANCHE X



Les dihaploïdes. En haut, dihaploïde stérile descendant d'hybride interspécifique. Ci-contre dihaploïde sexué isolé dans la descendance d'un croisement sexué x apomictique.

Dans la descendance en fécondation libre de cette plante, et sur près de 1200 plantes repiquées, nous avons observé 44% de hors-types, et parmi ces plantes, 262 ont pu faire l'objet d'un comptage chromosomique. 19 de celles-ci avaient un nombre chromosomique différent de 32 : seize étaient des hexaploïdes, une était un aneuploïde, et les deux dernières des dihaploïdes à 16 chromosomes. Ces deux plantes étaient particulièrement vigoureuses (plus que le type maternel) et montraient un bonne fertilité. L'analyse de 41 et 38 ovules respectivement permettait de conclure à leur sexualité.

Nous avons ainsi obtenu quatre plantes dihaploïdes et sexuées, fertiles et vigoureuses, deont nous rappellerons ci-dessous l'origine :

DH1 ← S2.T
DH2 ← (K189.T x G3) IS3
DH3 ← (K189.T x G3) IS4 x G17
DH4 ← (K189.T x GS) IS4 x G17

Sur le plan évolutif, comme sur le plan de l'intérêt pour l'amélioration, ces plantes apportent quelque chose de nouveau au niveau diploïde. A l'exception du DH1, qui n'est qu'un simple retour de l'autotétraploïde artificiel au niveau diploïde de départ. Mais DH2, DH3 et DH4 concourent à l'enrichissement du compartiment sexué diploïde ; même si, en première analyse, leur morphologie paraît assez semblable à celle de nos diploïdes naturels. La vigueur de DH3 et DH4 est tout à fait exceptionnelle. Une analyse enzymologique serait à faire, pour démontrer clairement les apports des géniteurs apomictiques G3 et G17 au niveau diploïde.

5. LES CYCLES DIPLOÏDE-TÉTRAPLOÏDE-DIHAPLOÏDE

Nous venons de mettre en évidence des possibilités d'échanges géniques entre les compartiments diploïde et tétraploïde du complexe, et dans les deux sens. On peut maintenant s'interroger sur les possibilités d'évolution qui existent à l'intérieur des compartiments eux-mêmes.

Chez *Panicum maximum*, les diploïdes sont des plantes assez rares qui forment de petites colonies au sein de populations mixtes 2x-4x. Les tentatives d'autofécondation réalisées sur les diploïdes de notre collection ont montré que ces plantes étaient largement autostériles. Dans les populations Tanzaniennes, ces diploïdes se croisent donc préférentiellement avec les plantes voisines. Et si l'on prend en considération la variabilité assez faible des diploïdes, telle qu'elle s'exprime dans les descriptions de Pernès (1972) et Chaume (figure 3, page 31, non publié), on voit que la création de formes nouvelles et donc l'évolution de ces populations passent nécessairement par des hybridations de type 2x sexué-x-4x apomictique.

Des hybridations de ce type ont été réalisées à Adiopodoumé, qui ont donné un nombre réduit de descendants. Parmi les plantes obtenues, sept étaient tétraploïdes (tableau XIV). Six d'entre elles ont fait l'objet d'une analyse embryologique : trois se sont avérées apomictiques, et trois sexuées. Les hybridations de type 2x-x-4x peuvent donc conduire à l'apparition de tétraploïdes sexués dans les populations naturelles.

Dès lors, quelle peut être l'évolution à l'intérieur du compartiment tétraploïde ? Pernès (1971) a montré que même en absence de tout avantage sélectif, l'apparition d'un gène d'apomixie dans une population de plantes sexuées allogames devait entraîner la disparition du mode de reproduction sexuée.

C'est là un résultat très important que nous serons amenés à reprendre dans le détail dans notre discussion du modèle génique d'hérédité de l'apomixie. Et si l'apomixie qui apparaît dans une population sexuée est envahissante, a fortiori l'apparition d'une plante sexuée dans une population déjà apomictique ne peut conduire à l'installation de la sexualité à ce niveau de ploïdie. Elle a tout de même le mérite de permettre, pendant un nombre de générations limité, une recombinaison génétique.

De fait, l'exploration des populations naturelles, dans le complexe *Panicum* que nous avons étudié, comme dans le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* étudié par l'équipe de Harlan, n'a pas permis la découverte de plantes tétraploïdes sexuées. La différence, peut-être la plus importante, entre ces deux complexes, est que le second renferme un nombre non négligeable de formes apomictiques montrant un fort potentiel de sexualité. Dans ce cas précis le contact avec la sexualité est peut-être efficient à l'intérieur du compartiment tétraploïde lui-même. Un seul échantillon, chez *Panicum*, se rapproche de cette situation. C'est le clone T19, hybride interspécifique collecté dans une zone à *Panicum infestum*, qui du fait de son fort taux de sexualité peut produire des hybrides aprés pollinisation par les plantes apomictiques environnantes.

Un point important, que peut difficilement expliquer, chez les complexes polyploïdes, une évolution qui serait strictement ascendante (°) (Stebbins 1950, 1971), c'est la maintenance de nos colonies sexuées diploïdes. Ou bien ces plantes ont une perennité exceptionnelle, ou bien elles ne sont que des reliques

---

(°) seule la polyploïdisation aurait un sens évolutif, la dépolyploïdi-

d'une sexualité appelée à disparaître, ou bien enfin elles sont constamment régénérées et il existe ainsi un équilibre maintenu entre apomixie et sexualité à l'intérieur du complexe.

L'observation de dihaploïdes sexués, vigoureux et fertiles, constitue un argement en faveur de la dernière de ces hypothèses. Ce type de plantes a été également obtenu par de Wet (1968) dans le complexe *Bothriochloa-Dichanthium*. Plus généralement, l'importance de l'haploïdisation dans l'évolution des végétaux supérieurs a dû être reconsidérée (voir de Wet 1971, pour revue).

Les possibilités d'échanges géniques, et donc d'évolution, à l'intérieur du complexe *Panicum* étudié, peuvent être résumées dans un schéma (figure 7) très voisin de celui déjà proposé par de Wet : les cycles diploïde-tétraploïde-dihaploïde. Mais un tel système évolutif, qui paraît remarquablement organisé et structuré, ne peut être réellement fonctionnel que s'il est couplé à un déterminisme simple de l'hérédité des modes de reproduction.

Dans le cas des *Panicum*, si la sexualité peut s'exprimer au niveau tétraploïde, il semble que l'apomixie ne puisse le faire au niveau diploïde. Ce qui exclut la possibilité d'une étude de l'hérédité du processus à ce niveau de ploïdie. Si l'on en juge par les difficultés rencontrées à ce niveau, même dans les complexes qui présentent des formes diploïdes apomictiques, comme chez *Potentilla* ou *Ranunculus*, on peut considérer que l'apomixie a un déterminisme génétique qu'il n'est généralement possible d'étudier qu'au seul niveau tétraploïde.

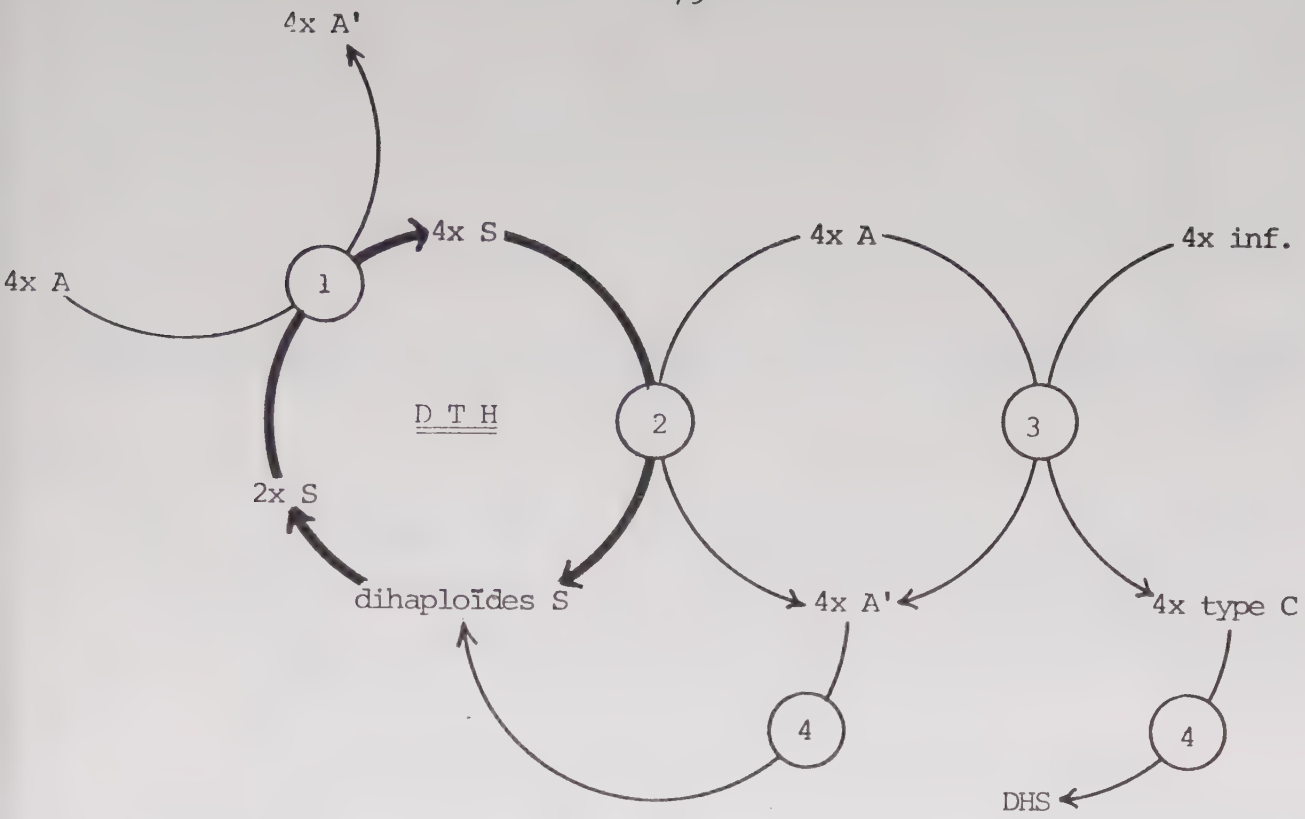


Figure 7

Schéma général d'évolution du complexe des Maximae.

1. hybridations intraspécifiques 2xSEX x 4xAPO
   - → apparition de la sexualité au niveau 4x
   - → nouveaux 4x apomictiques
2. hybridations intraspécifiques 4xSEX x 4xAPO
   - → nouveaux 4x apomictiques dont quelques formes à fort taux de sexualité
   - → dihaploïdes sexués
3. hybridations interspécifiques avec P.infestum
   - → nouveaux 4x apomictiques
   - → types C à fort taux de sexualité
4. hypersexualité chez quelques hybrides apomictiques
   a. autotétraploïdes → dihaploïdes sexués
   b. allotétraploïdes → dihaploïdes stériles (DHS)

Réalisation d'un cycle sexué diploïde-tétraploïde -dihaploïde (D T H).

6. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Notre matériel d'étude comprend donc deux types de plantes bien différenciées :

- des plantes entièrement sexuées, qui possèdent des sacs embryonnaires à 8 noyaux (et uniquement ce type de sac), et une autostérilité très marquée - toutes caractéristiques qui sont stables, même si l'on passe par traitement à la colchicine du niveau 2x au niveau 4x.

- des plantes apomictiques, qui présentent des sacs embryonnaires à 4 noyaux, avec un taux de sexualité résiduelle plus ou moins important, qui se traduit par une proportion de plantes hors-types dans les descendances.

Ces plantes apomictiques ayant un pollen normalement réduit et viable, un programme d'hybridation est envisageable, utilisant les plantes sexuées comme parents femelles, et les apomictiques comme pollinisateurs.

Sur ce schéma très simple vont se greffer des sources de variation qu'il nous sera plus ou moins facile de contrôler. La principale, que nous éliminerons par un examen systématique des nombres chromosomiques, est liée aux différentes combinaisons réalisables entre réduction et non réduction d'une part, fécondation et non fécondation d'autre part. Ensuite, d'autres problèmes apparaîtront avec l'autofertilité des plantes sexuées hybrides que nous souhaiterons utiliser dans nos recroisements. Enfin d'autres sources de variation pourront également apparaître en fonction des conditions environnementales.

CHAPITRE IV

HÉRÉDITÉ DE L'APOMIXIE DU *PANICUM MAXIMUM*

Les observations faites jusqu'ici nous amènent à adopter une démarche en deux étapes, la première étant l'étude de l'hérédité de l'aposporie, comme caractère présence-absence de sacs embryonnaires à 4 noyaux, la seconde étant l'étude de l'hérédité du taux de sexualité des apomictiques facultatifs.

1. HÉRÉDITÉ DE L'APOSPORIE (PRÉSENCE-ABSENCE DE SACS À 4)

1.1. LES CROISEMENTS ETUDIES

La généalogie de tout le matériel utilisé dans nos analyses est résumée dans le schéma de la figure 8, avec les dix principaux types de descendances étudiées :

1. Hybrides F1 d'un croisement sexué x apomictique,

2. Hybrides trois voies résultant du recroisement d'un hybride sexué F1 par un deuxième apomictique (S1 x A1 x A2),

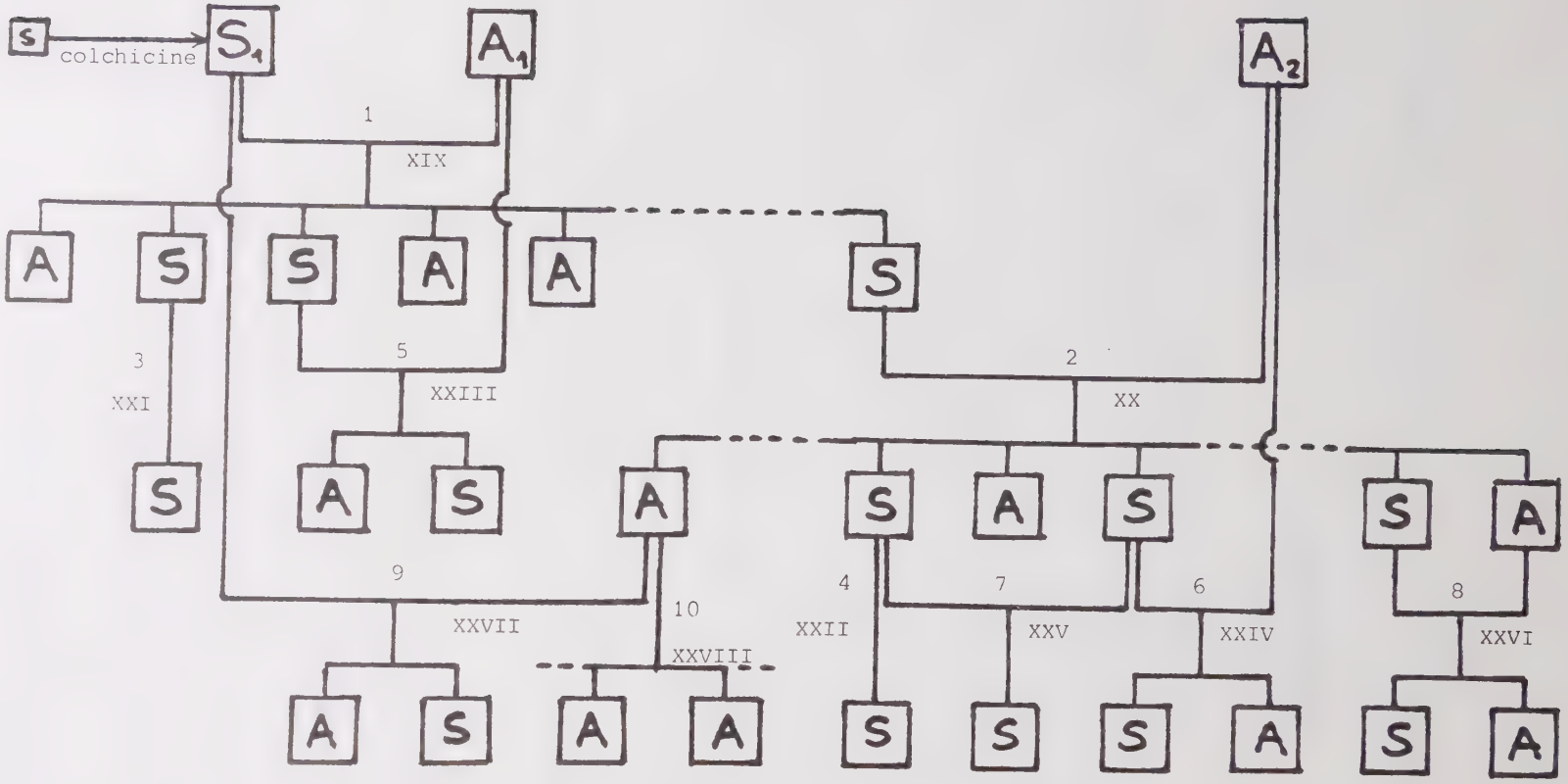


Figure 8. Etude de l'hérédité de l'aposporie (présence-absence de sacs embryonnaires à 4 noyaux) chez *Panicum maximum*. Les chiffres arabes de cette généalogie renvoient au texte, les chiffres romains aux tableaux de résultats. s: diploïde sexué de départ, S: plante sexuée, A: plante apomictique.

3. Descendants autofécondés d'un hybride sexué F1,

4. Descendants autofécondés d'un hybride sexué trois voies,

5. Descendants du recroisement d'un hybride sexué F1 par son parent apomictique (S1 x A1) x A1,

6. Descendants du recroisement d'un hybride sexué trois voies par son deuxième parent apomictique : (S1 x A1 x A2) x A2,

7. Descendants de croisements frère-soeur sexué x sexué entre hybrides trois voies d'une même famille,

8. Descendants de croisements frère-soeur sexué x apomictique entre hybrides trois voies d'une même famille,

9. Descendant du recroisement d'un hybride apomictique avec le parent sexué de départ,

10. Descendants autofécondés d'un hybride apomictique à fort taux de sexualité (analyse dans la population des hors-types).

A ces croisements s'ajouteront une analyse sur la descendance, en fécondation libre, d'une plante hybride sexuée entourée de plantes soeurs de la même origine, et une analyse sur une descendance de croisement 4 voies (S1 x A1 x A2 x A3).

Le choix des géniteurs apomictiques utilisés dans les croisements du diallèle de groupes a conduit à l'observation de nombreuses anomalies chomosomiques, que nous avons déjà résumées dans le tableau XIII. Si les aneuploïdes à 30,31 ou 33 chromosomes ségrègent pour les modes de reproduction comme les plantes à 32 et peuvent donc être regroupées avec celles-ci, il n'en va pas de même avec les plantes ayant un niveau de ploïdie différent.

Dans la génération F1, nous avons obtenu :

- 1 dihaploïde (2n=16) sexué,
- 32 hexaploïdes (2n=48) apomictiques,
- 3 octoploïdes (2n=64) apomictiques.

Parmi nos hybrides trois voies, nous avons obtenu :

- 1 dihaploïde (2n=16) sexué,
- 13 hexaploïdes (2n=48) apomictiques,
- 2 octoploïdes (2n=64) apomictiques

Enfin, dans les descendants autofécondés d'hybrides F1 sexués, nous avons obtenu :

- 2 hexaploïdes (2n=48) apomictiques.

Toutes les autres descendances étudiées ne comprenaient que des plantes tétraploïdes. Si l'on ajoute à cet ensemble les plantes triploïdes issues de croisements 2x sexué-x-4x apomictique (mentionnées dans le tableau XIV) qui sont toutes les cinq sexuées, on observe que les modes de reproduction des descendants de croisements sexué x apomictique ne ségrègent que chez les plantes tétraploïdes.

Au niveau diploïde ⟶ 2 plantes sexuées,
Au niveau triploïde ⟶ 5 plantes sexuées,
Au niveau tétraploïde ⟶ plantes sexuées ou apomictiques,
Au niveau hexaploïde ⟶ 47 plantes toutes apomictiques,
Au niveau octoploïde ⟶ 5 plantes apomictiques.

Les résultats reportés dans la suite de ce chapitre concerneront exclusivement les plantes tétraploïdes de nos descendances.

En ce qui concerne la réalisation des croisements eux-mêmes, nous avons déjà signalé, dans le chapitre matériel et méthodes, les difficultés rencontrées liées aux techniques utilisées et aussi à l'évolution du taux d'autostérilité des plantes sexuées au cours de la généalogie.

Certaines descendances doivent ainsi être écartées de notre analyse. Il s'agit de quatre descendances de recroisement obtenues en utilisant la technique d'ensachage de deux inflorescences, une de chaque parent. On peut y ajouter la descendance du croisement 4 voies (S1 x A1 x A2 x A3). Le tableau XVII montre que les plantes sexuées utilisées, sur lesquelles des autofécondations et des croisements contrôlés ont été réalisés simultanément, sont largement autofertiles. Les analyses embryologiques effectuées (tableau XVIII) montrent que les descendances issues de recroisements se comportent pour l'essentiel comme des descendances issues d'autofécondation (voir plus loin les tableaux XXI et XXII) : les plantes obtenues sont dans leur grande majorité des plantes sexuées.

Le recroisement de (IS4 x T25) S2 constitue un cas particulier, que nous avons déjà discuté dans le chapitre II (page 40). L'excès de plantes apomictiques correspond très certainement à des plantes illégitimes issues de graines de T25, que nous ne savons pas distinguer, morphologiquement, de certaines plantes issues du recroisement (S x T25) S x T25 qui ont une structure très proche du parent récurrent.

Le croisement 4 voies a été réalisé en utilisant l'hybride sexué (IS4 x T25) S1, qui est largement autofertile (tableau XVII). De fait, sur 26 plantes analysées, 24 étaient sexuées. Il n'en reste pas moins que les deux hybrides apomictiques observés sont des plantes fort intéressantes, puisqu'elles combinent des apports du K189.T de départ et de trois apomictiques très différents : G3, T25 et C1.

hybride sexué	type de descend.	nb total graines	nb graines par sac
(K189.T x K4)S1	BC	96	7
	AF	190	10
(K189.T x K26)S1	BC	1446	72
	AF	2028	107
(IS4 x T25)S1	BC	443	40
	4voies	111	34
	AF	1503	137
(IS4 x T25)S2	BC	261	20
	AF	307	17

Tableau XVII. Nombres de graines obtenues dans les recroisements ou les autofécondations d'hybrides sexués. Le croisement quatre voies est un croisement du type S1 x A1 x A2 x A3.
Mention est faite des graines obtenues sur (IS4 x T25)S2 qui sera utilisé dans notre analyse. Il apparait partiellement autofertile, et les ségrégations observées s'en ressentiront (voir tableau XXIV).

type de croisement	tot	apo	sex
(K189.T x K4)S1 x K4	40	1	39
(K189.T x K26)S1 x K26	51	9	42
(IS4 x T25)S1 x T25	41	3	38
(IS4 x T25)S1 x C1	26	2	24
(IS4 x T25)S2 x T25°	52	36	16

Tableau XVIII. Descendances écartées de l'analyse génétique, soit par suite de l'autofertilité de l'hybride sexué, soit par difficulté de criblage.
(°) Ce dernier croisement a été refait en utilisant la technique des parcelles d'isolement et a donné alors un résultat différent, conforme à ce qu'on pouvait attendre compte-tenu de l'autofertilité partielle du sexué utilisé (tableau XXIV).

Au total, le volume de matériel ainsi remis en cause par l'observation d'une autofertilité des parents sexués reste très limité en regard des résultats analysés ci-dessous.

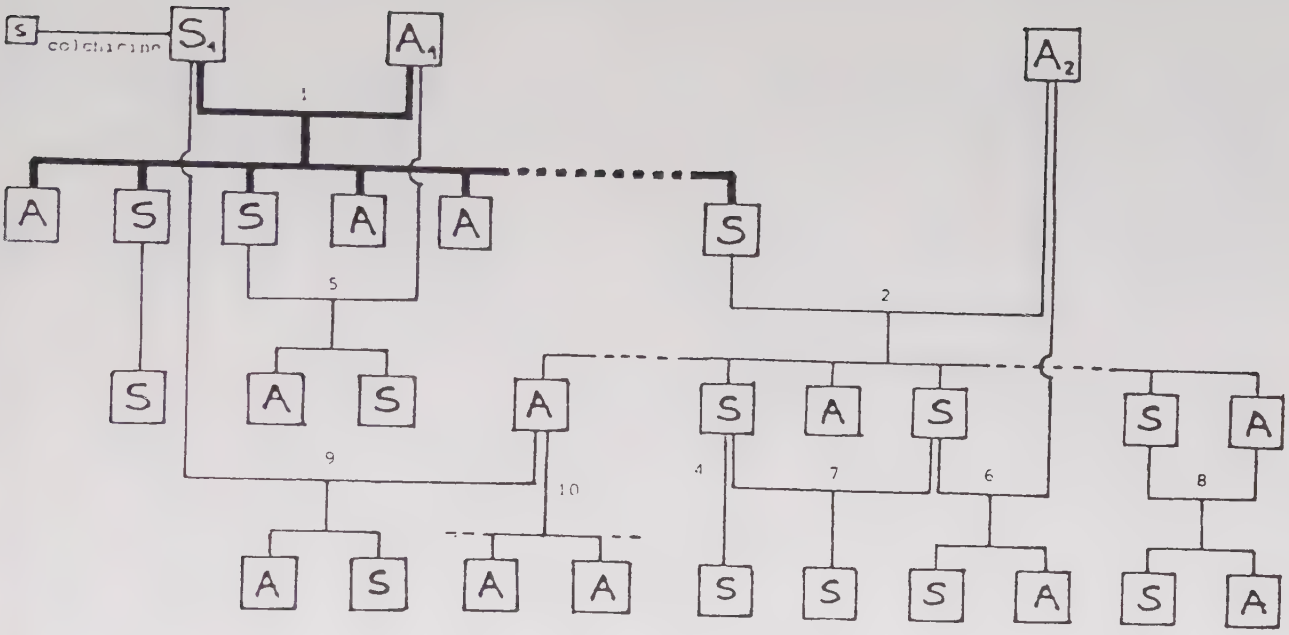
1.2. LES RESULTATS

Les hybrides F1. Nous avons rappelé dans notre introduction les résultats de la première analyse embryologique, sur les hybrides K189.T x G23, effectuée par Combes (1972). Sur cinq plantes étudiées, trois étaient des hybrides apomictiques et deux étaient sexuées.

Les hybridations qui ont suivi ont été utilisées pour la mise au point de notre technique embryologique ; ce qui explique le petit nombre de plantes analysées dans des descendances qui, comme T44.T x 57 ou S1.T x G3, étaient beaucoup plus importantes que ne l'indiquent les résultats.

L'essentiel du matériel analysé et reporté dans le tableau XIX provient donc des croisements du diallèle de groupes. La nature hybride de toutes ces plantes a été contrôlée par une analyse morphologique au champ. Le choix des parents, très différents les uns des autres, a permis de séparer très facilement ce qui était hybride des quelques rares produits d'autofécondation.

Les résultats des analyses embryologiques présentés dans le tableau XIX sont regroupés en fonction du parent sexué. K189.T et le dérivé de K189 qu'est le S2.T, ont donné à eux seuls 82% des hybrides que nous avons analysés. Rappelons qu'il s'agit des deux sexués les plus fertiles dans notre compartiment sexué de départ.



S1 x A1	tot	apo	sex
K189.T x apo (10)	71	34	37
T34.T x apo (5)	6	4	2
T44.T x apo (4)	9	6	3
S1.T x apo (1)	9	4	5
S2.T x apo (9)	38	23	15
total général	133	71	62

Tableau XIX. Mode de reproduction des hybrides F1 tétraploïdes, issus de croisements entre des sexués tétraploïdes artificiels et divers apomictiques de la collection. Le chiffre entre parenthèses indique le nombre de géniteurs apomictiques différents utilisés dans chaque cas.

Les traits gras, dans ce schéma comme dans les suivants, indiquent le type de descendance rapportée dans le tableau.

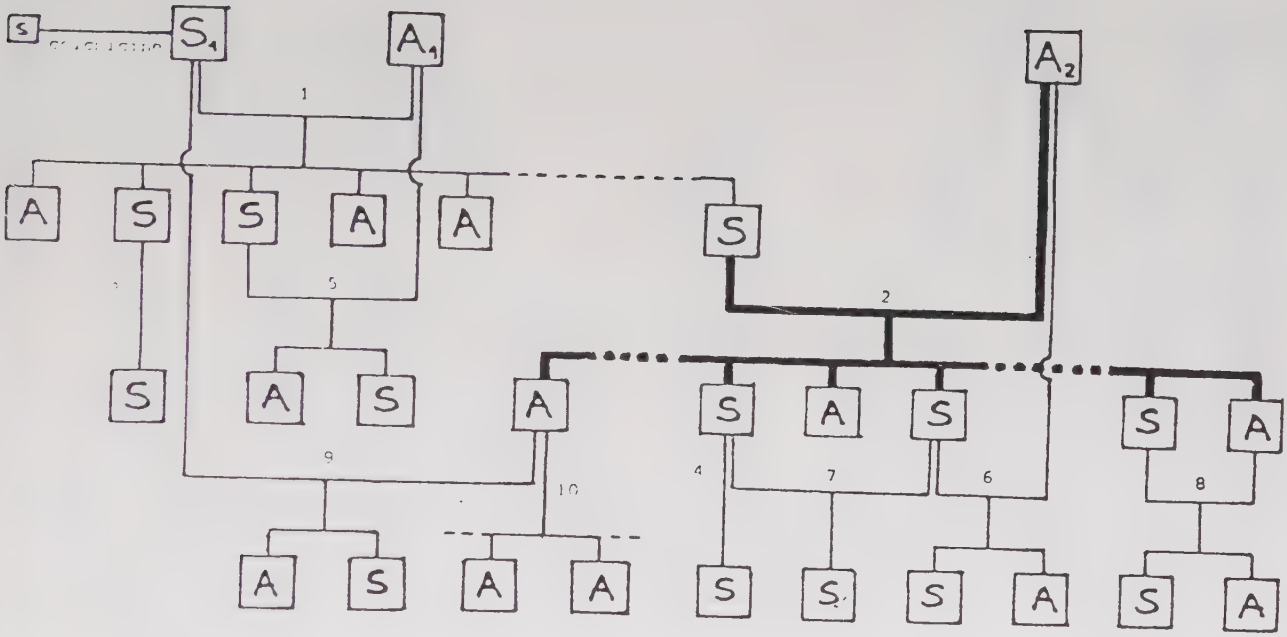
Certains des hybrides F1 sexués mentionnés dans le tableau ont été utilisés pour la réalisation des descendances ultérieures, issues d'autofécondation ou de recroisement.

Les hybrides trois voies. Ils ont pour origine le recroisement de certains sexués F1 par un deuxième apomictique, différent du premier. Ce type de croisement nous a donné un matériel abondant. Les ségrégations observées quant au mode de reproduction sont présentées dans le tableau XX, où les résultats sont regroupés en fonction du parent sexué F1.

Les descendants autofécondés d'hybrides sexués. 126 plantes issues de l'autofécondation d'hybrides F1 sexués ont été analysées (tableau XXI). Elles sont toutes sexuées. L'autofécondation d'hybrides sexués de type trois voies (tableau XXII) n'a, de la même façon, donné que des plantes sexuées.

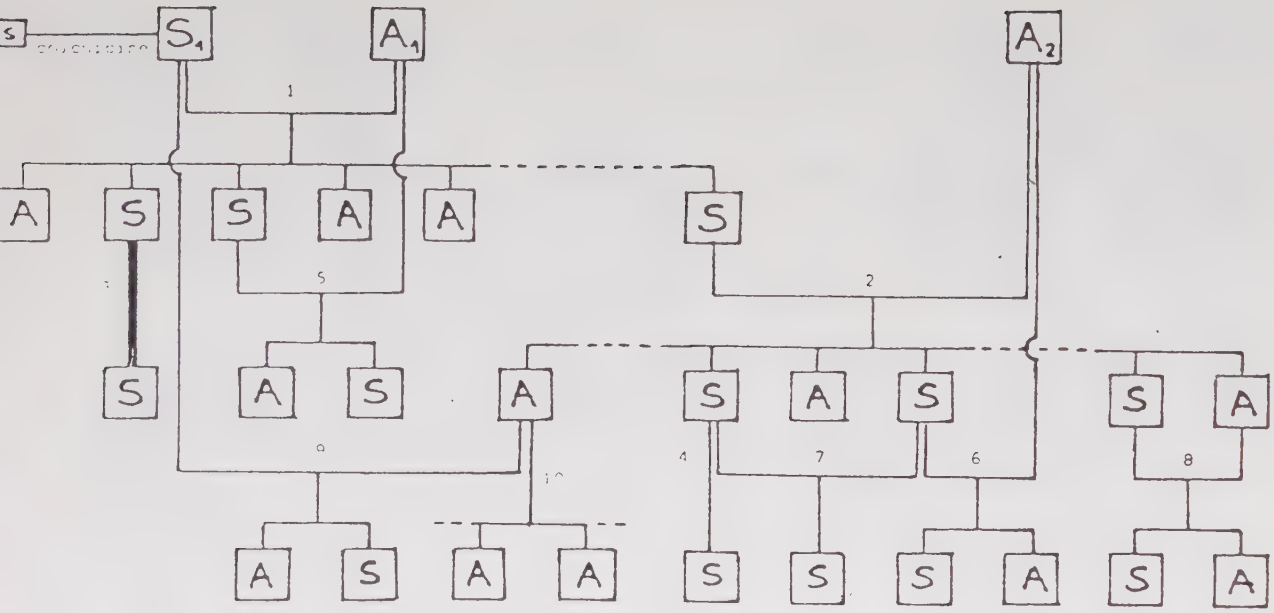
Backcross d'hybrides sexués F1. En raison de l'autofertilité apparue chez les sexués hybrides, peu de résultats ont été retenus (tableau XXIII) parmi les recroisements d'hybrides sexués F1. Pour les recroisements d'hybrides sexués trois voies, les phénomènes d'autofertilité biaisent particulièrement les ségrégations observées, en conduisant à un excès de plantes sexuées. Mais les observations ne sont pas significativement différentes d'une ségrégation de type 1:1 (tableau XXIV).

Les descendants de croisements frère-soeur. Deux types de croisements frère-soeur ont été analysés. Les croisements sexué x sexué (tableau XXV) ne donnent que des descendants sexués. Le croisement sexué x apomictique (tableau XXVI) qui a été étudié a donné 26 plantes apomictiques pour 34 sexuées, ce qui n'est pas significativement différent d'une ségrégation de type 1:1. De plus l'excès de plantes sexuées peut ici encore s'expliquer en considérant que le parent sexué utilisé a montré, dans sa descendance de backcross, une certaine tendance à l'autofertilité.



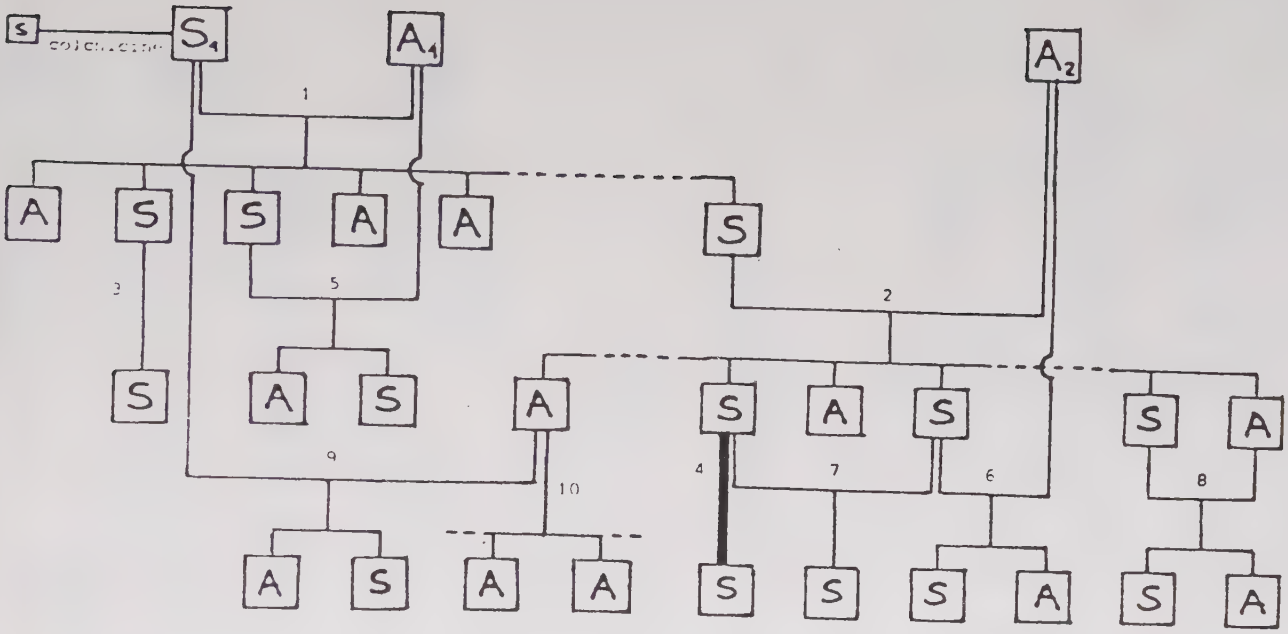
Hyb.sexué F1 x A2	tot	apo	sex
P2 x apo (6)	112	56	56
IS3 x apo (8)	74	32	42
IS4 x apo (8)	93	47	46
total général	279	135	144

Tableau XX. Mode de reproduction des hybrides trois voies S1 x A1 x A2. Le chiffre entre parenthèses indique le nombre de géniteurs apomictiques différents utilisés dans chaque cas.



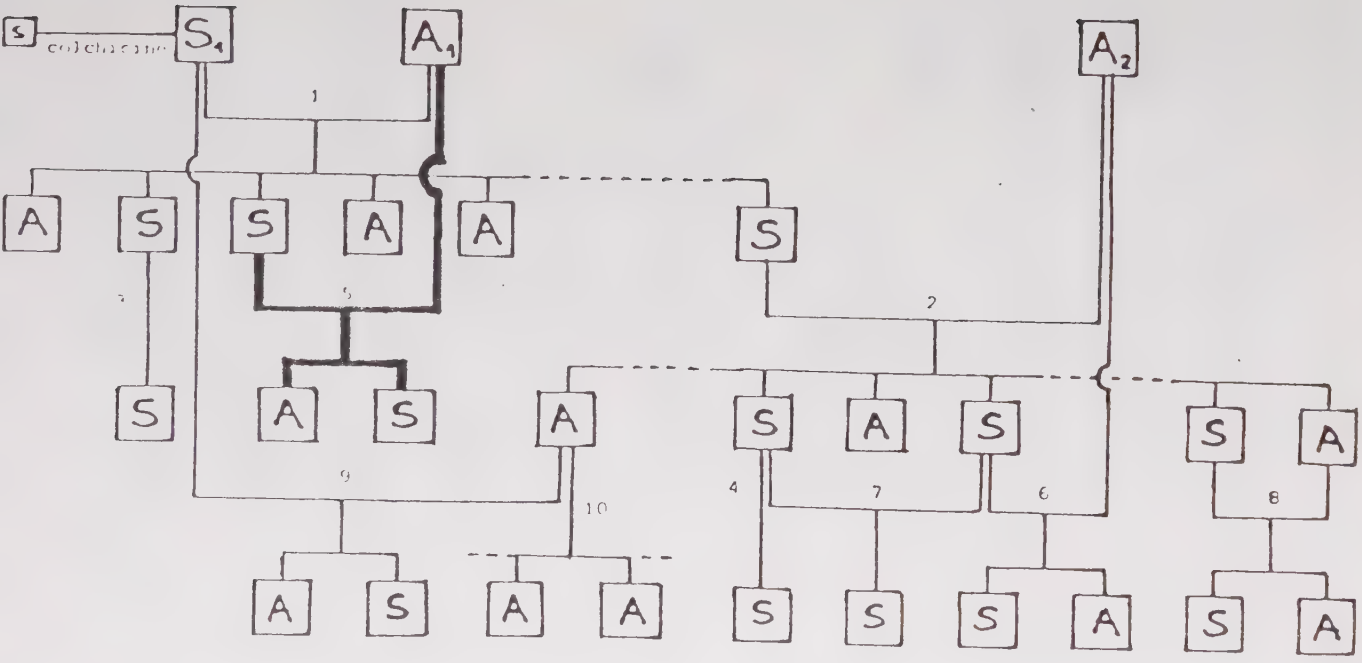
Hyb.sexué F1	tot	apo	sex
(K189.T x G3)S1	18	0	18
(K189.T x K4)S1	34	0	34
(K189.T x K26)S1	46	0	46
(K189.T x K26)S2	21	0	21
(S2.T x C1)S1	5	0	5
(S2.T x C1)S2	2	0	2
total général	126	0	126

Tableau XXI. Mode de reproduction des descendants autofécondés d'hybrides sexués F1.



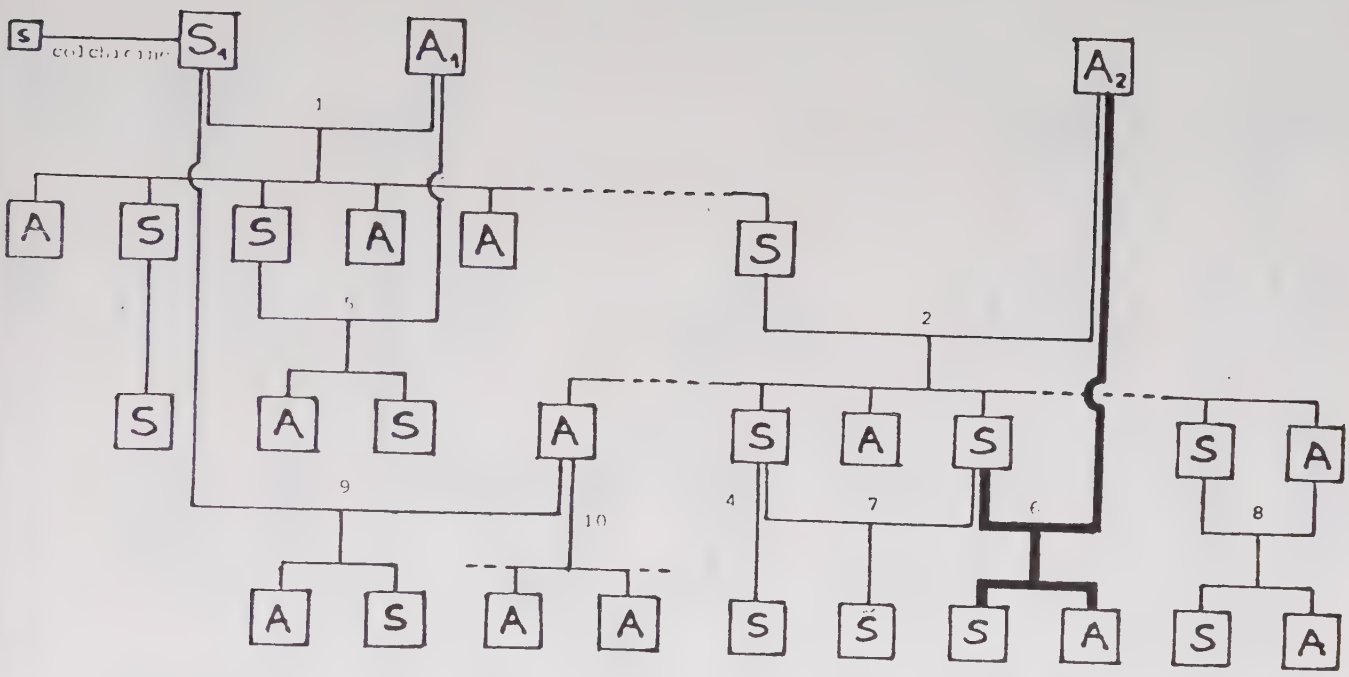
Hyb.sexué 3 voies	tot	apo	sex
(P2 x C1)S1	8	0	8
(P2 x C1)S2	1	0	1
(IS4 x T25)S1	29	0	29
(IS4 x T25)S2	19	0	19
total général	57	0	57

Tableau XXII. Mode de reproduction des descendants autofécondés d'hybrides sexués trois voies.



	tot	apo	sex
(K189.T x K26)S2	2	1	1
(S2.T x C1)S1	21	11	10
(S2.T x C1)S2	3	2	1
total	26	14	12

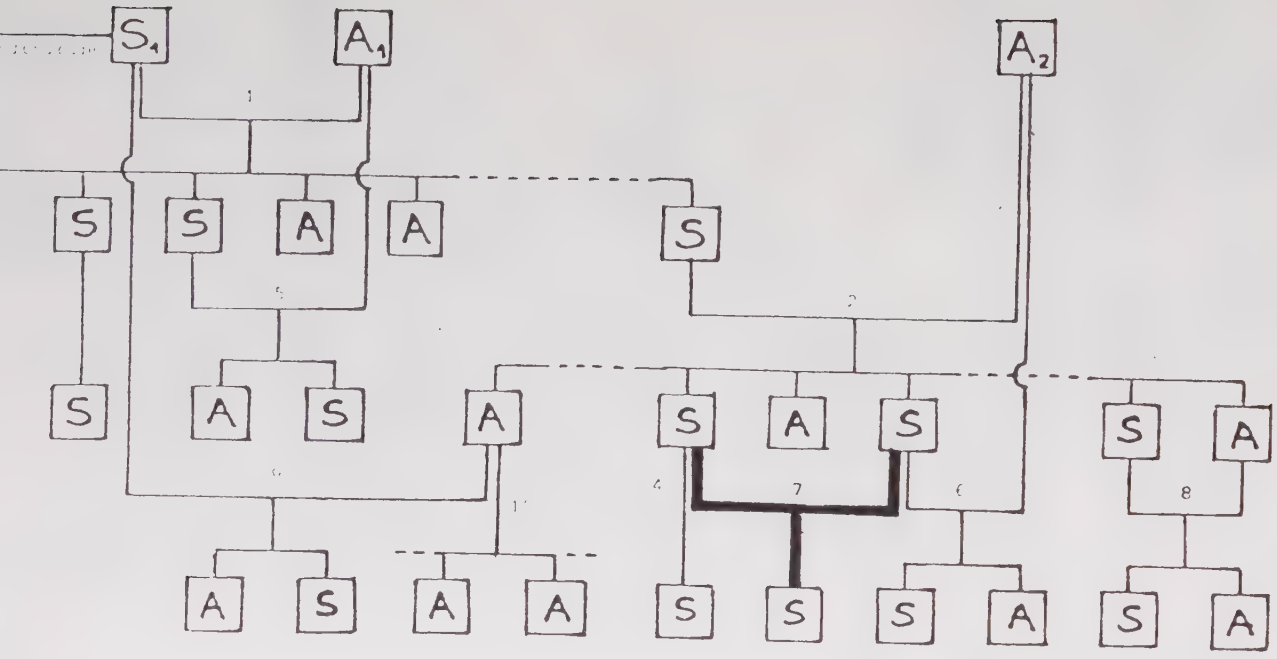
Tableau XXIII. Mode de reproduction des descendants de backcross d'hybrides sexués F1.



Hyb.sexué 3 voies	tot	apo	sex
(P2 x C1)S1	19	11	8
(P2 x C1)S2	1	1	0
(IS4 x T25)S1	72	33	39
(IS4 x T25)S2°	21	8	13
(IS4 x T25)S2°	57	20	37

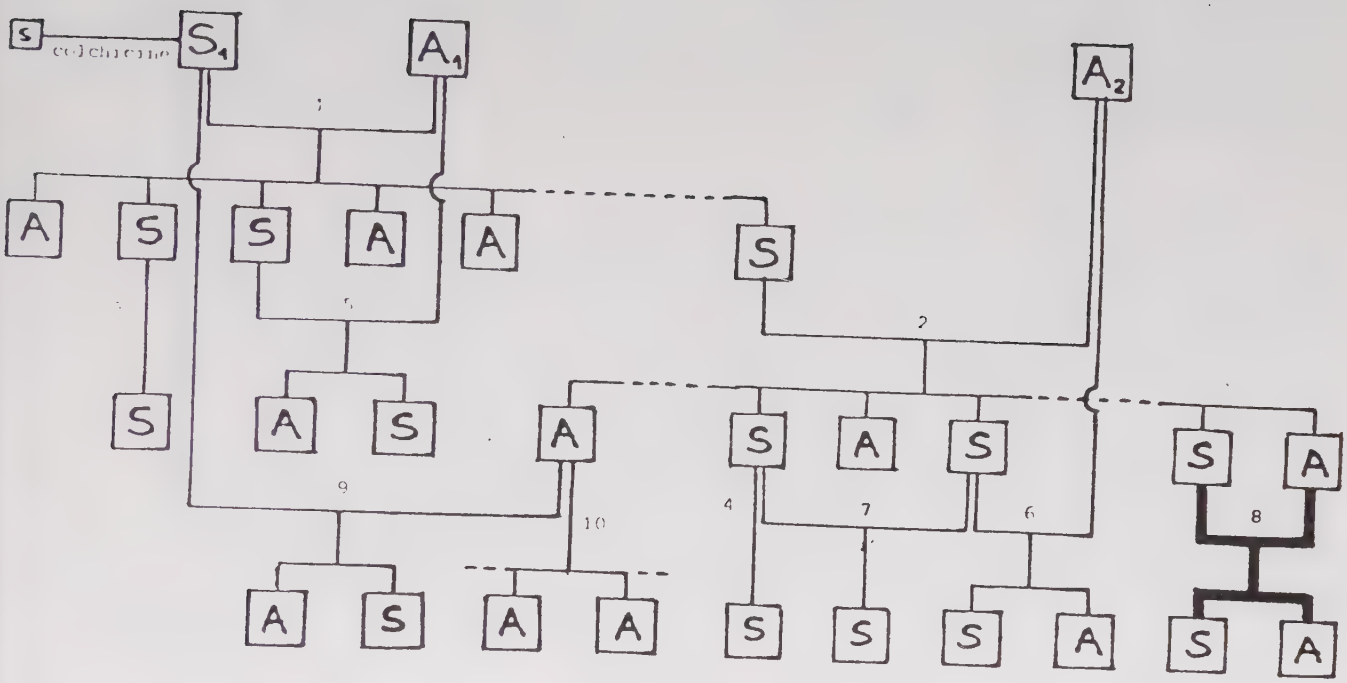
Tableau XXIV. Mode de reproduction des descendants de backcross d'hybrides sexués trois voies.

(°) Le backcross de (IS4 x T25)S2 qui avait donné la première fois une descendance biaisée par des plantes illégitimes de phénotype T25, a été fait deux années consécutives, et les résultats sont homogènes.



croisement réalisé	tot	apo	sex
(IS4 x T25)S2 x (IS4 x T25)S1	82	0	82

Tableau XXV. Mode de reproduction des descendants d'un croisement frère-soeur sex x sex.



croisement réalisé	tot	apo	sex
(IS4 x T25)S1 x (IS4 x T25)A1	60	26	34

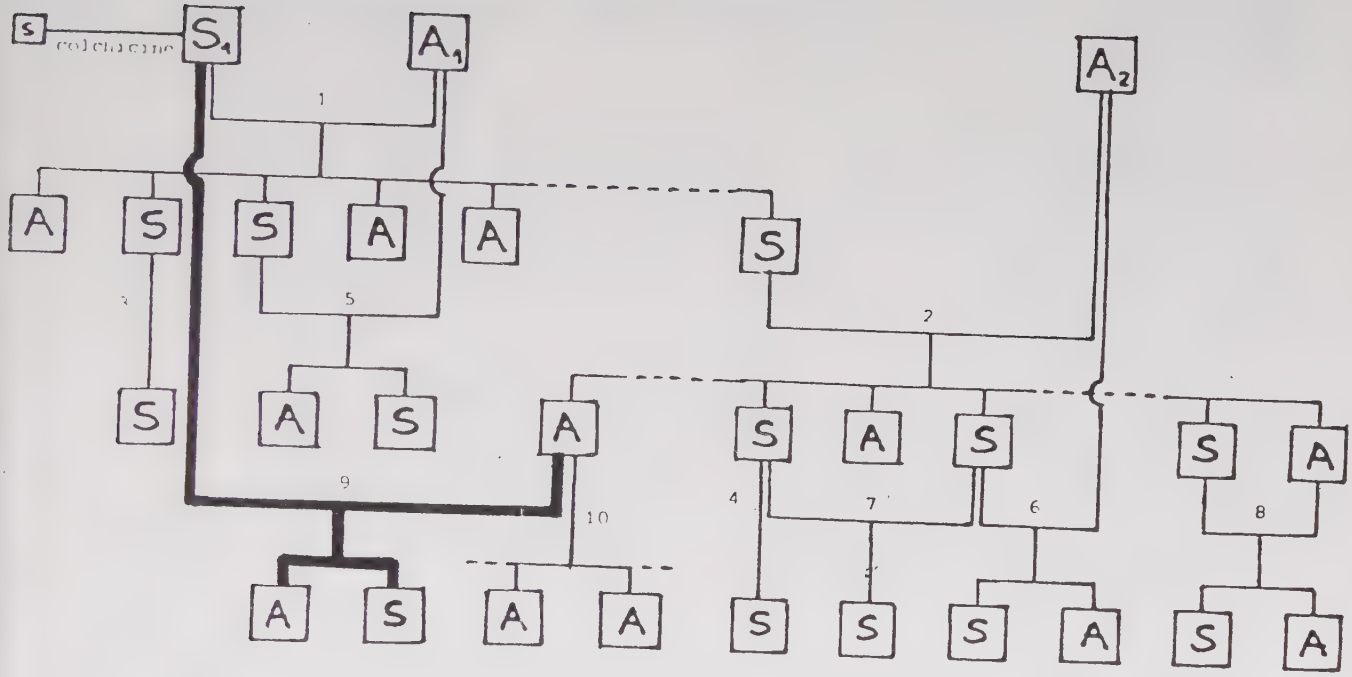
Tableau XXVI. Mode de reproduction des descendants d'un croisement frère-soeur sex x apo.

Backcross d'hybrides apomictiques. Deux apomictiques hybrides de notre collection ont pu être utilisés pour polliniser un sexué directement issu du doublement par la colchicine d'un diploïde naturel (sexué de départ). Dans le premier cas, sur 23 plantes hybrides analysées, 13 sont apomictiques et 10 sont sexuées. Dans le second, et sur 60 plantes, 42 sont apomictiques et 18 sont sexuées. Les deux ségrégations paraissent donc bien différentes (tableau XXVII).

Les hybrides apomictiques x *apomictiques*. A priori impossible, du moins avec un succès exploitable, un croisement apomictique x apomictique devient réalisable dès lors que l'on possède un apomictique facultatif ayant un taux de sexualité résiduelle important. C'est le cas du T19, qui a un taux d'ovules à sac embryonnaire unique à 8 noyaux de 67% (cf. tableau X p.52). C'est également le cas d'un de nos hybrides trois voies, issu du croisement (IS4 x G17), qui a un taux d'ovules à sac unique à 8 de 72,6% (tableau XXXI de la p.112).

Les deux descendances analysées sont en fait le résultat d'une pollinisation intraclonale, dans des parcelles de grande taille permettant de limiter considérablement sinon d'exclure une allopollinisation. Notons que même si une telle pollinisation extérieure était intervenue, elle aurait été le fait d'autres plantes apomictiques, ce qui ne changerait rien à l'interprétation des résultats.

La somme des données recueillies est proche d'une ségrégation de type 3A:1S. Il faut toutefois remarquer que la nature entièrement sexuée des plantes hybrides classées comme telles peut être sujette à caution en raison du taux de sexualité, déjà important, des parents apomictiques utilisés ; ce pourquoi nous avons essayé d'observer un nombre d'ovules important pour chacune de ces plantes classées sexuées (832 ovules pour 18 plantes). Les taux de sexualité des plantes classées apomictiques sont par ailleurs très variables, sans prédominance d'un



apomictique recroisé	tot	apo	sex
hors-type de T19	23	13	10
(S2.T x 64)A1	60	42	18

Tableau XXVII. Mode de reproduction des descendants de recroisements d'hybrides apomictiques par un sexué tétraploïde artificiel.

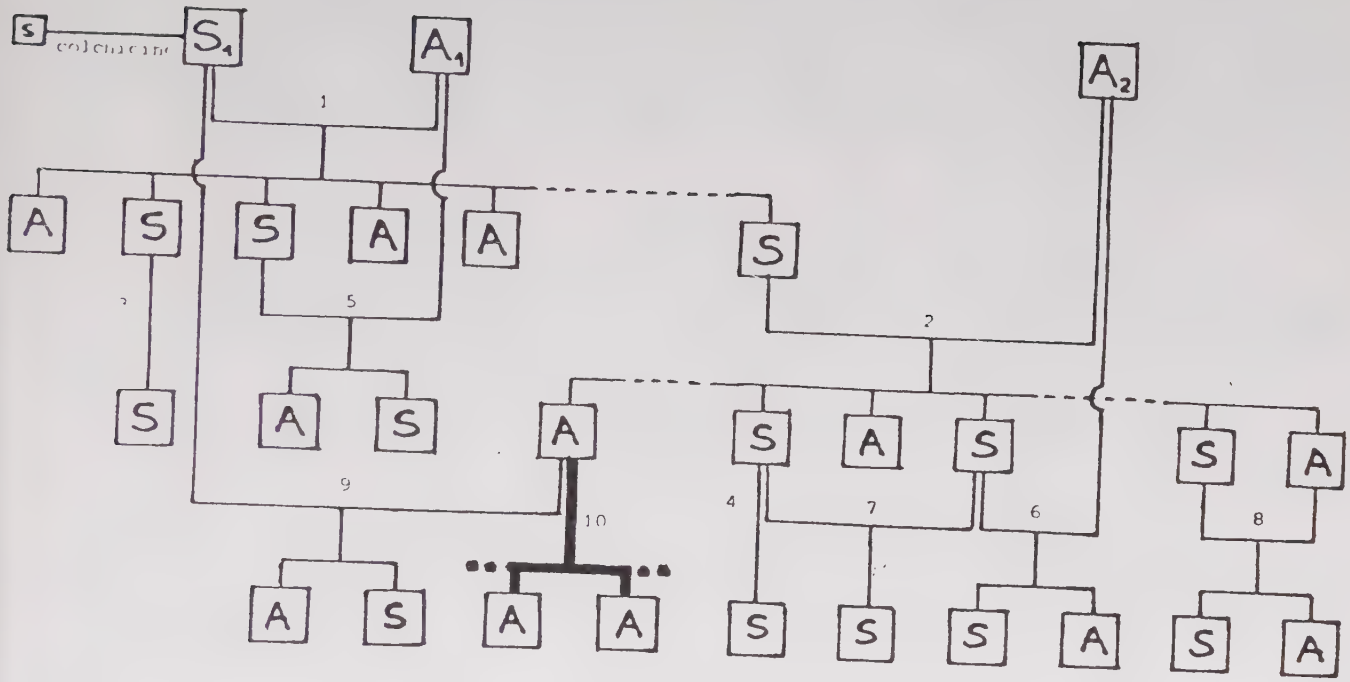
type donné - et en particulier sans prédominance du type parental : la population de hors-types n'est pas apparemment assimilable à une distribution aléatoire centrée sur le type maternal (67% dans le cas du T19). Mais le nombre de plantes étudiées dans chacune des deux descendances est insuffisant (tableau XXVIII).

Le résultat important de cette analyse n'est donc pas la ségrégation 3:1 elle-même, ségrégation que l'on peut contester, mais l'obtention de plantes qui semblent se comporter de manière entièrement sexuée.

Autres descendances. Aux croisements reportés dans la figure 8 s'ajoutent une tentative de croisement 4 voies, et une descendance d'hybride sexué en fécondation libre sur une parcelle composée pour moitié de plantes sexuées et pour moitié de plantes apomictiques.

Nous avons déjà évoqué le problème des hybrides 4 voies, l'autofertilité du parent sexué trois voies utilisé ayant biaisé la ségrégation et limité à deux le nombre d'hybrides apomictiques 4 voies ainsi obtenus.

Le résultat de l'analyse des graines récoltées sur un hybride sexué en fécondation libre est plus intéressant. Sur une parcelle d'hybrides P2 x 57, donc des hybrides 3 voies, comprenant autant de plantes sexuées que de plantes apomictiques (exactement 40 apomictiques pour 34 sexuées), nous avons laissé les plantes s'interpolliniser, puis nous avons récolté les graines sur les pieds sexués. Parmi les plantes obtenues, 66 sont sexuées et 19 sont apomictiques, ce que l'on peut assimiler à un rapport 3S:1A (chi2 = 0,25). Nous verrons plus loin que compte-tenu du modèle génétique retenu, ce résultat démontre qu'il n'y a pas de différence fonctionnelle entre un pollen de plante apomictique et un pollen de plante sexuée.



croisement réalisé	tot	apo	sex	nb ov.obs chez sex.
T19 x T19	25	22	3	193
hyb x hyb	43	28	15	639
total	68	50	18	832

Tableau XXVIII. Mode de reproduction des descendants hybrides de croisements apomictique x apomictique.

1.1. RESUME ET MODELES

La quasi totalité des ségrégations observées semble s'apparenter à des rapports 1:1 ou 1:0, ce qui nous permet d'envisager des modèles géniques très simples. Etudiant un matériel tétraploïde, la première question est liée à la nature disomique ou tétrasomique de l'hérédité. Les deux situations sont envisagées.

Si l'on teste les différents modèles monogéniques possibles, en ségrégation chromosomique (°), avec les résultats des trois premiers types de croisement, c'est-à-dire :

1. les hybrides F1 sexué x apomictique : 71 APO pour 62 SEX,

2. les hybrides trois voies : 135 APO pour 144 SEX,

3. les autofécondations d'hybrides F1 sexués : 0A et 126 SEX,

on voit que les modèles monogéniques à apomixie dominante sont en accord parfait avec les résultats observés (tableau XXIX). Tous les autres modèles, et notamment ceux qui considèrent la sexualité comme dominante, doivent être écartés.

Si l'on poursuit ensuite l'analyse, confrontant les résultats des sept autres types de croisement réalisés avec les ségrégations théoriques, on s'aperçoit que *tous ces résultats sont en accord avec les modèles à apomixie monogénique dominante* (tableau XXX).

(°) Si l'on considère le gène A indépendant du centromère, et donc des ségrégations de type chromatidique, les résultats expérimentaux s'accordent avec le modèle. La ségrégation 1S:1A devient 15S:13A ce qui n'est pas significativement différent pour les petits effectifs observés. Cette ségragation chromatidique permet d'expliquer l'obtention d'un apomictique de type AAaa dans une descendance sexué x apomictique (1/13è des apomictiques hybrides serait de ce type).

	hérédité	SEXUALITE DOMINANTE			APOMIXIE DOMINANTE			OBSERVE
		disomique	tétrasomique		disomique	tétrasomique		
			dominance complète	dominance partielle (dosage)		dominance complète	dominance partielle (dosage)	
1. F1	sex x apo =	SS x ss	SSss° x ssss	--- x Ssss	aa x Aa	aaaa x Aaaa	--- x AAAa	
	ségrégation	1S:0A ***	5S:1A ***	1S:1A	1S:1A	1S:1A	1S:1A	1S:1A
	hybride sex =			1 SSSs 5 SSss	aa	aaaa	Aaaa	
2. 3v	sex hyb. x apo =			SSss x Ssss	aa x Aa	aaaa x Aaaa	Aaaa x AAAa	
	ségrégation			1S:1A	1S:1A	1S:1A	1S:3A ***	1S:1A
3. AF	ségrégation			3S:1A ***	1S:0A	1S:0A		1S:0A

Tableau XXIX. Confrontation des différents modèles monogéniques envisageables avec les résultats des trois premiers types de descendances: 1. les hybrides F1, 2. les hybrides trois voies (S1 x A1 x A2), 3. les descendants d'hybrides F1 sexués par autofécondation. Seuls les modèles à apomixie dominante s'accordent avec les observations.
(°) Les sexués de départ étant issus d'un traitement à la colchicine ne peuvent être que SSss (présenté) ou SSSS, ce qui conduirait à une F1 uniformément sexuée.
Les modèles "à dosage allélique" supposent qu'un allèle dominant ne suffit pas pour l'expression du caractère.

	observé		théorique		
	tot	apo	sex	apo	sex	
1. Hybrides F1: S1 x A1	133	71	62	67	66	NS
2. 3 voies: (S1 x A1)sex x A2	279	135	144	139	140	NS
3. F1sex autofécondé	126	0	126	0	126	NS
4. 3 voies sex autofécondé	57	0	57	0	57	NS
5. BCross: (S1 x A1)sex x A1	26	14	12	13	13	NS
6. BCross: 3 voies sex x A2	170	73	97	85	85	NS
7. Frère-soeur sex x sex	82	0	82	0	82	NS
8. Frère-soeur sex x apo	60	26	34	30	30	NS
9. BCross: S1 x (S1 x A1)apo	23	13	10	12	11	NS
10. croisements apo x apo	71	53	18	53	18	NS

Tableau XXX. Résumé des ségrégations observées dans les descendances et comparaison avec les ségrégations attendues dans l'hypothèse d'un modèle monogénique à apomixie dominante.

Mais peut-on conclure quant à la nature disomique ou tétrasomique de cette hérédité ? Les résultats présentés dans le tableau XXX s'accordent aussi bien avec l'une qu'avec l'autre. L'un des backcross d'hybrides apomictiques reporté p. 99 a donné 42 apomictiques pour 18 sexués, alors que le modèle monogénique nous fait attendre une ségrégation de type 1:1. C'est un résultat qui pourrait peut-être nous faire opter pour une hérédité tétrasomique :

La plante utilisée dans ce backcross provient d'un croisement S2.T x 64, réalisé en 1976 en utilisant la technique d'ensachage avec coupe des inflorescences du parent pris comme mâle (voir chapitre matériel et méthodes). Dans une descendance composée essentiellement de plantes du type parental apomictique 64, et de quelques plantes de phénotype différent, la plante utilisée dans notre test cross avait été notée comme de phénotype hybride. Mais le clone 64, ayant un taux de sexualité résiduelle non négligeable (22%), la descendance pouvait comprendre des hors-types de 64 non hybrides (64 x 64), avec un phénotype tout de même bien différent de celui de la plante parentale. Si la plante utilisée dans notre backcross est de ce type, elle peut être de génotype Aaaa ou AAaa. Et dans ce dernier cas, on attend évidemment une déviation au 1:1 classique, pour observer un 5A:1S. Le résultat obtenu diffère significativement du 1:1 (chi2 = 9,6), et s'il est encore différent du 5:1 (chi2 = 7,7) ceci peut s'expliquer par la présence de plantes issues d'autofécondation de K189.T - des plantes sexuées - que nous n'avons pas su déceler. Il est en effet difficile de séparer des plantes autofécondation de K189.T de plantes qui sont des recroisements de type K189.T x (K189.T x A1).(°)

(°) Le résultat de ce recroisement est également à confronter avec le modèle à hérédité chromatidique. D'après ce modèle, un croisement de type aaaa x AAaa donne théoriquement 22A : 6S. La ségrégation observée 42A : 18S n'est donc pas significativement différente du résultat attendu (chi^2 = 2,45).

Cette analyse n'est donc pas vraiment déterminante. Un doute subsiste et il faudrait pouvoir utiliser les nombreux hors-types apomictiques d'une plante comme le T19-36,5 en recroisement avec un K189.T. On attend en effet qu'un tiers d'entre eux soit du type AAaa.

L'origine artificielle des tétraploïdes sexués utilisés, plus encore que les comportements méïotiques observés par Combes (1972), doit, de toutes façons, nous faire retenir le modèle à hérédité tétrasomique.

Il peut être intéressant de noter encore que le fait que tous les apomictiques naturels utilisés dans nos F1 et recroisements n'aient conduit qu'à des 1:1 ne peut être pris comme argument en faveur d'une hérédité disomique. Le modèle de Pernès (1971) déjà mentionné pour expliquer l'absence de sexualité dans les populations tétraploïdes, permet en effet d'expliquer également que la grande majorité des apomictiques soient du type Aaaa.

Si l'on suppose, suivant en cela le modèle d'hérédité de l'apomixie défini précédemment, qu'à une génération donnée n, trois génotypes différents puissent être observés dans la population, comme suit :

phénotypes	génotypes	fréquences
apomictique	AAaa	Pn
apomictique	Aaaa	2Qn
sexué	aaaa	Rn

avec Pn + 2Qn + Rn = 1, et Pn très faible puisque résultat de croisements de type apomictique x apomictique. La génération suivante (n+1) étant le résultat de l'association au hasard des gamètes suivant :

mâles	fréquences	femelles	fréquences
AA	Pn/6	AAaa	Pn
Aa	2Pn/3 + Qn	Aaaa	2Qn
aa	Pn/6 + Qn + Rn	aa	Rn

on peut alors attendre trois types de génotypes possibles avec les fréquences indiquées ci-dessous :

génotypes	fréquences
AAaa	1/6PnRn + Pn
Aaaa	2Qn + Rn(2/3Pn + Qn)
aaaa	Rn(1/6Pn + Qn + Rn)

La fréquence des génotypes AAaa, qui est supposée faible à la génération n, puisque résultat d'hybridations apo x apo qui ont un taux de réussite extrêmement faible compte-tenu des taux de sexualité, ne peut donc pas augmenter dans la population. La grande majorité des apomictiques introduits en collection doivent donc avoir une structure génotypique de type Aaaa.

La fréquence des plantes sexuées aaaa devient :

$$
\begin{aligned}
Rn + 1 &= Rn(1/6Pn + Qn + Rn) \\
&= Rn(Qn + Rn) \text{ puisque } 1/6Pn \text{ est voisin de } 0 \\
&= Rn\left(\frac{1 - Pn + Rn}{2}\right) \text{ puisque } Qn = \frac{1 - Pn - Rn}{2}
\end{aligned} \qquad (1)
$$

L'équation (1) qui précède a deux points d'équilibre possibles :

R = 0, équilibre stable pour lequel la population est entièrement apomictique, avec P génotypes AAaa et 1 - P génotypes Aaaa (1-P très voisin de 1).

R = 1, équilibre instable pour lequel la population est entièrement sexuée et de génotype aaaa.

Ainsi s'il apparaît un allèle A dans une population sexuée cette dernière deviendra entièrement apomictique, presque tous les génotypes étant Aaaa, et ceci en absence de tout avantage sélectif. Chez les populations mixtes diploïde-tétraploïde, l'apparition régulière de quelques tétraploïdes sexués ne peut

donc pas être suivie d'une augmentation de la fréquence des plantes sexuées au niveau tétraploïde.

Le modèle diploïde de Pernès (1971), transposé au niveau tétraploïde et appliqué à la situation mise en évidence par notre analyse de l'hérédité de l'aposporie, rend donc bien compte d'une non observation d'apomictiques AAaa dans le matériel utilisé.

Une dernière descendance, dans notre matériel, reste à interpréter. Il s'agit de la descendance en fécondation libre citée p.100 et ayant donné un 3S:1A, résultat qui est conforme à notre modèle, avec une implication intéressante pour ce qui est du pollen. On peut en effet considérer que dans une parcelle composée pour moitié d'hybrides sexués et pour moitié d'hybrides apomictiques, le vent pollinique qui parvient sur une plante sexuée est pour moitié d'origine sexuée et pour moitié d'origine apomictique. Si ces deux types de pollen n'entrent pas en compétition, s'ils sont également fonctionnels, on attend que cette plante sexuée pollinisée produise trois fois plus d'hybrides sexués que d'hybrides apomictiques :

tout le pollen d'origine sexuée est aa,

le pollen d'origine apomictique est moitié aa, moitié Aa.

D'où un rapport 3aa:1Aa qu'on retrouve dans la descendance, puisque tous les gamètes femelles sont aa.

Le pollen des plantes apomictiques, dont nous avons déjà souligné l'importance dans le processus de reproduction malgré sa nature réduite (voir chapitre III, p.70), paraît bien avoir le même pouvoir fécondant qu'un pollen de plante sexuée. L'action sélective du gène A que notre analyse vient de mettre en évidence mérite d'être soulignée.

Le résultat important qui ressort de ces différentes analyses, est que *tous les résultats observés sont en accord avec un modèle monogénique à apomixie dominante.*

Comment peut-on alors expliquer les résultats américains, qui ont conduit Hanna et al. (1973) à conclure que l'apomixie était récessive et déterminée par au moins deux gènes ? Une autofécondation des plantes déterminées comme sexuées après analyse embryologique a donné 116 plantes sexuées pour 54 apomictiques ; ce qui démontre la nature hétérozygote de ces plantes sexuées, et se trouve en contradiction avec notre modèle. La sexualité des plantes de Hanna est-elle du même type que celle de nos diploïdes naturels ? Nos observations permettent de proposer une réponse :

L'analyse embryologique des plantes apomictiques, introductions (tableau X) ou hybrides (tableau XXXI), a montré qu'il était possible de trouver des situations intermédiaires entre sexualité absolue et apomixie obligatoire. Les analyses de Combes (1972) sur les descendances du T19 ont démontré des possibilités de sélection pour la sexualité dans de telles situations. La sexualité mise en évidence par Smith (1972) sur des descendances de 9 plantes correspond sans aucun doute à l'une de ces situations intermédiaires : sa sexualité est en fait une apomixie liée à un fort taux de sexualité. Dans le cas des plantes de Hanna, on est peut-être en face d'une situation extrême. Autrement dit, il peut y avoir deux voies bien différentes pour une réacquisition de sexualité dans un complexe agamique comme celui du *Panicum maximum* :

- celle qui passe par un système génique simple, le gène A que nous venons de mettre en évidence par nos analyses,

- celle qui passe par une évolution progressive du taux de sexualité, avec toute une série d'étapes possibles liées à des systèmes géniques différents dont l'association en fin de sélection, chez la plante complètement sexuée, ne peut conduire à des ségrégations simples comme celles que nous avons observées.

Si les clones apomictiques introduits se comportent très généralement au champ comme des apomictiques obligatoires, une certaine sexualité résiduelle se manifeste encore au niveau de l'embryogénèse, qui pourrait sans doute s'exprimer sous certaines conditions et surtout augmenter dans des proportions importantes au cours des hybridations et de la sélection. D'où l'intérêt d'une étude de cette sexualité potentielle et de son évolution dans les séries d'hybridations.

2. LE TAUX DE SEXUALITÉ DES APOMICTIQUES FACULTATIFS

Pour cette étude de l'apomixie facultative, nous avons examiné de manière détaillée 80 apomictiques de la collection et 80 apomictiques hybrides issus de la série de croisements du diallèle de groupes. Nous avons déjà constaté, dans le chapitre III, que si les différents clones collectés se comportent dans leurs descendances comme des apomictiques obligatoires ou quasi obligatoires, ils possèdent généralement un potentiel de sexualité plus élevé. Le tableau X (p.52) a présenté les taux de sexualité au niveau embryologique pour 80 clones de la collection. Des taux généralement très bas, avec une moyenne de 8 pour cent.

Utilisant dans nos hybridations, et comme parents mâles des apomictiques qui ont donc des taux de sexualité résiduelle assez bas, nous avons cherché à observer si ce taux restait bas, ou si l'hybridation s'accompagnait - comme cela semble généralement admis dans la littérature (Stebbins 1950) - d'une augmentation significative du niveau de sexualité.

2.1. HEREDITE DU TAUX DE SEXUALITE

A partir du matériel issu de la série de croisements regroupés sous le terme de diallèle de groupes, nous avons

procédé à l'analyse des apomictiques hybrides issus de trois sexués particuliers : S2.T, IS3 et IS4. Comme pour l'analyse embryologique des apomictiques de la collection rappelée plus haut, nous avons observé une centaine d'ovules pour chacun des 80 hybrides obtenus. Les résultats sont regroupés dans le tableau XXXI.

L'analyse statistique a montré que la variance intrafamille était supérieure à la variance interfamille. On ne peut donc rien dire quant à la nature précise de l'hérédité du caractère étudié. Mais il est tout de même possible de faire deux observations :

. les apomictiques hybrides F1, au moins pour le matériel considéré dans cette analyse (voir les descendants de K189.T x G23), sont moins variables que les apomictiques hybrides 3 voies : tous les hybrides qui ont S2.T comme parent sont apomictiques obligatoires ou quasi-obligatoires,

. la tendance générale est tout de même nettement une conservation du niveau faible de la sexualité résiduelle. Sur 80 plantes, 21 apparaissent comme apomictiques obligatoires. Et 42 autres ont moins de 5% de sexualité. La figure 9 illustre cette stabilité du taux de sexualité. En fait, trois plantes seulement montrent un potentiel de sexualité élevé. Et elles ont toutes trois IS4 comme parent femelle.

2.2. TAUX DE SEXUALITE ET ENVIRONNEMENT

Le taux de sexualité résiduelle des apomictiques facultatifs est un caractère quantitatif au déterminisme sans doute complexe. Dans les conditions expérimentales où nous avons opéré, c'est-à-dire en basse Côte d'Ivoire, le taux de sexualité moyen des apomictiques est très bas puisque voisin de 8 pour cent. Les conditions bioclimatologiques, telles que la longueur du jour et la température, subissent peu de variation durant l'année. La

croisement	nb ov	a	b	c	S%
S2.T x G17 - 1	100	84	13	3	3
2	100	99	1	0	0
3	100	53	43	4	4
S2.T x K4 - 1	100	77	20	3	3
2	62	40	22	0	0
S2.T x C1 - 1	100	74	25	1	1
2	100	94	5	1	1
3	100	98	2	0	0
4	67	59	6	2	3,0
5	100	97	3	0	0
S2.T x 280 - 1	100	68	30	2	2
2	100	88	12	0	0
3	100	82	15	3	3
4	100	86	14	0	0
5	65	64	1	0	0
S2.T x T25 - 1	100	90	9	1	1
2	100	83	15	2	2
3	100	96	4	0	0
4	99	93	3	3	3,0
S2.T x K26 - 1	100	97	3	0	0
2	100	97	2	1	1
3	100	100	0	0	0
S2.T x K20 - 1	79	74	4	1	1,3
IS4 x K211 - 1	100	44	1	55	55
2	100	94	6	0	0
3	100	71	18	11	11
4	100	74	25	1	1
5	100	95	4	1	1
IS4 x G17 - 1	82	78	4	0	0
2	81	76	4	1	1,2
3	100	94	5	1	1
4	100	100	0	0	0
5	73	6	14	53	72,6
IS4 x K4 - 1	100	95	3	2	2
2	97	61	26	10	10,3
3	100	92	7	1	1
4	100	92	4	4	4
5	95	86	4	5	5,3
IS4 x C1 - 1	100	88	7	5	5
IS4 x 280 - 1	100	94	6	0	0

croisement	nb ov	a	b	c	S%
IS4 x 280 - 2	100	12	0	88	88
3	64	38	21	5	7,8
4	43	35	6	2	4,7
5	100	92	4	4	4
IS4 x T25 - 1	45	32	9	4	8,9
2	100	95	3	2	2
3	100	62	36	2	2
4	100	53	25	22	22
5	100	83	6	11	11
IS4 x K26 - 1	100	85	11	4	4
2	100	89	9	2	2
3	100	81	14	5	5
4	83	71	9	3	3,6
5	100	96	3	1	1
IS4 x K20 - 1	100	98	1	1	1
IS3 x K211 - 1	100	98	2	0	0
2	100	97	3	0	0
3	100	97	3	0	0
4	100	82	17	1	1
5	100	87	13	0	0
IS3 x G17 - 1	100	90	7	3	3
2	100	83	14	3	3
3	85	80	4	1	1,2
4	84	79	4	1	1,2
IS3 x K4 - 1	50	22	23	5	10,0
2	63	28	15	20	31,7
3	100	89	10	1	1
IS3 x C1 - 1	59	55	2	2	3,4
2	96	96	0	0	0
3	100	94	5	1	1
4	100	83	13	4	4
5	100	99	1	0	0
6	100	93	1	6	6
IS3 x 280 - 1	51	41	10	0	0
IS3 x T25 - 1	100	68	18	14	14
2	79	55	15	9	11,3
IS3 x K26 - 1	34	31	2	1	2,9
2	100	95	4	1	1
3	100	96	3	1	1
IS3 x K20 - 1	100	98	1	1	1

Tableau XXXI . Analyse embryologique de 80 hybrides apomictiques. nb ov: nombre d'ovules analysés, a: nombre d'ovules à plusieurs sacs, b: nombre d'ovules à sac unique à 4 noyaux, c: nombre d'ovules à sac unique à 8 noyaux, S%: taux de sexualité. Pas de stérilité observée. (voir tableau X, p.52)

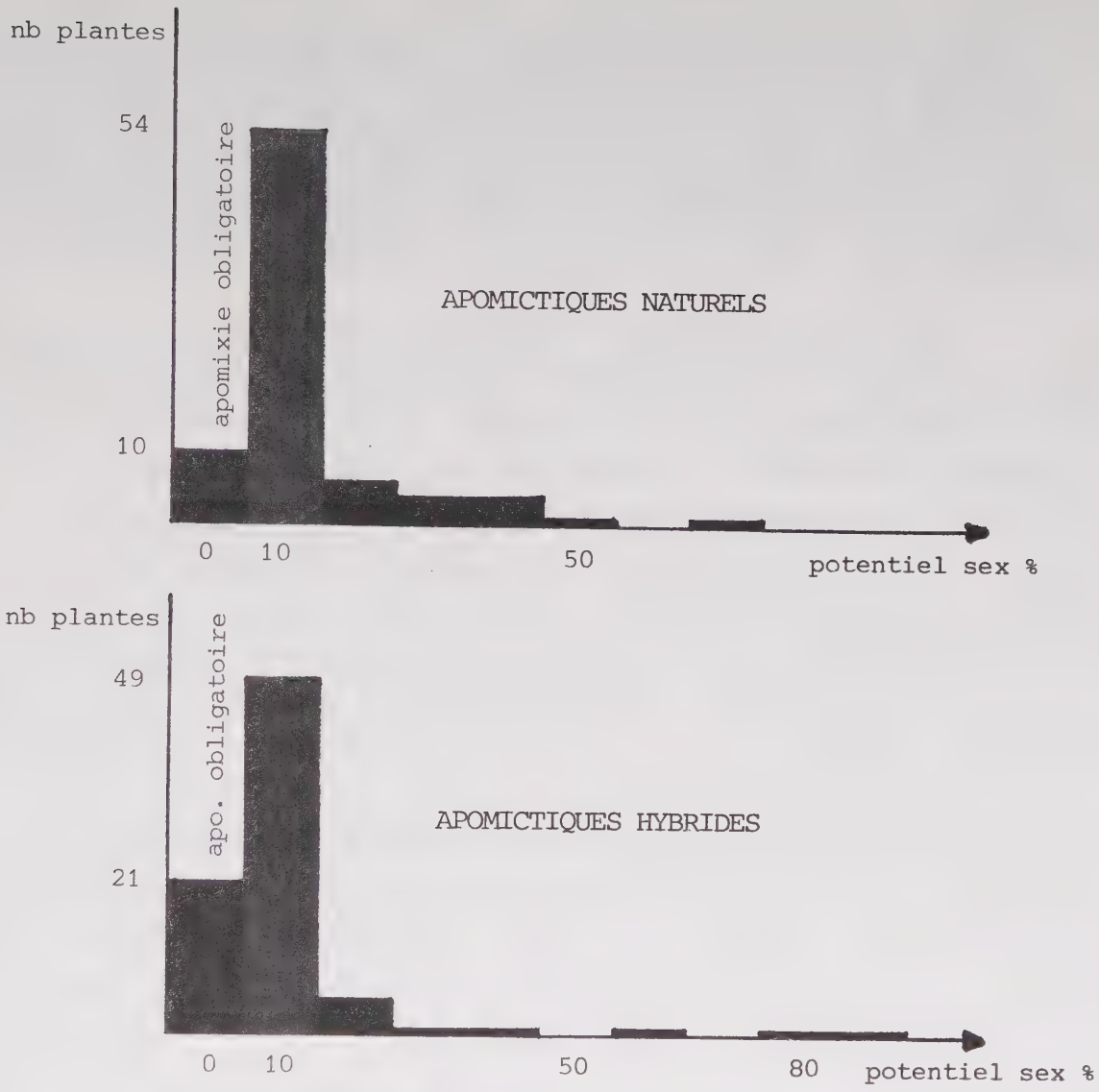


Figure 9. Distribution des taux de sexualité potentielle (taux d'ovules à sac unique à 8 noyaux) chez les apomictiques naturels ou hybrides.

longueur du jour, en particulier, avoisine toujours les 12 heures.

Les travaux réalisés dans le genre *Dichanthium* par Knox et Heslop-Harrison (1963), Knox (1967), Gupta et al. (1970), Singh et Mehra (1971), s'accordent pour constater une augmentation du taux de sexualité des apomictiques facultatifs en corrélation avec l'augmentation de la longueur du jour.

Chez *Panicum maximum*, les observations embryologiques de Warmke (1954) et Javier (1970) réalisées respectivement à 18 et 14° de latitude nord, indiquent des taux de sexualité moyens largement supérieurs à celui que nous rapportons plus haut : 17,9 et 36,2% respectivement. Comme les *Dichanthium*, les *Panicum maximum* cultivés en jours longs pourraient donc produire des descendances plus variables que celles que nous avons obtenues en Côte d'Ivoire. Un résultat qui est important pour l'utilisation pratique de la plante dans des zones assez éloignées de l'équateur.

Quatre génotypes différents ont été cultivés au phytotron du CNRS, à Gif-sur-Yvette. Ils ont tous réagit aux conditions expérimentales, et en particulier à la faible luminosité (intensité environ 1/3 de la luminosité au champ), les taux de sexualité étant systématiquement inférieurs à ceux que nous avions observés en Côte d'Ivoire (pour une même durée de jour : 12 heures). Un seul génotype a fleuri à la fois en 12 heures et en 14 heures. Contrairement aux observations faites sur *Dichanthium*, le taux de sexualité a diminué, passant de 9 à 1 pour cent (100 ovules observés dans les deux cas). L'exploitation du matériel en collection sur le centre ORSTOM d'Adiopodoumé en dehors de la Côte d'Ivoire (Brésil, Colombie, Sénégal) devrait apporter des informations nouvelles sur une éventuelle augmentation de variabilité dans les descendances de certains génotypes. Rappelons qu'une augmentation de sexualité au niveau

embryologique ne se traduira pas nécessairement par une augmentation de sexualité dans les descendances, la faible vigueur des hors-types ne favorisant pas leur développement. Sur la station de Tifton (latitude : 31°N), Burton et al. (1973) ont classé 88 pour cent des 295 *Panicum* étudiés dans le groupe des apomictiques obligatoires.

CHAPITRE V

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les informations apportées par nos analyses embryologiques peuvent être résumées, pour l'essentiel, comme suit :

1. l'aposporie est un caractère de nature qualitative (présence-absence de sacs embryonnaires à 4 noyaux) qui s'hérite de façon simple,

2. le taux de sexualité résiduelle, ou potentiel de sexualité, est un caractère de nature quantitative, dont l'hérédité est plus complexe,

3. le niveau de ploïdie a un effet déterminant sur l'expression du premier caractère.

L'aposporie, ce n'est pas l'apomixie, mais seulement la première de ses composantes. Si les gamètes femelles formés sont non-réduits, ils n'en gardent pas moins la possibilité d'être fécondés. L'observation de hors-types à 48 chromosomes dans les descendances apomictiques en témoigne. L'aposporie et la parthénogénèse sont donc bien deux caractères différents, deux composantes d'un même processus, et on doit se demander

dans quelle mesure ils peuvent être liés. S'il existe en effet des plantes à 48 dans les descendances apomictiques, leur pourcentage semble être toujours très faible. Inférieur à un pour cent d'après les analyses de Combes (1972). Les plantes qui présentent une majorité d'ovules à sacs multiples ou à sac unique à 8 noyaux ont toujours donné une descendance homogène de type maternel. Autrement dit, *dans les descendances apomictiques, non-réduction et non-fécondation sont deux caractères étroitement liés.*

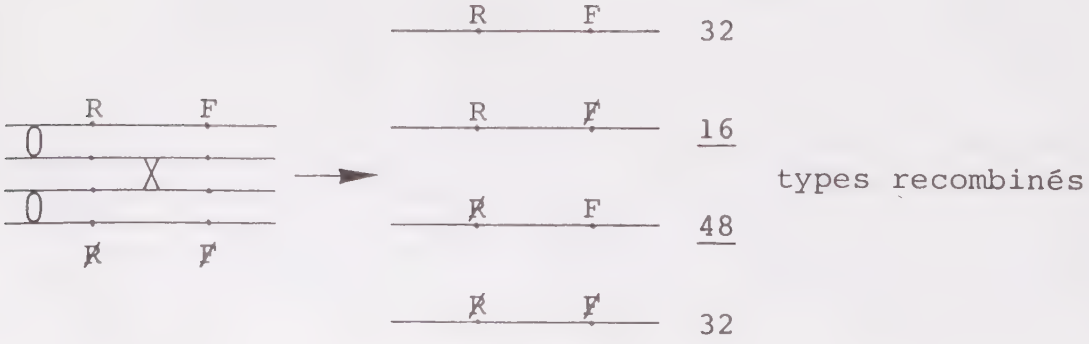
Mais qu'en est-il dans les descendances issues d'hybridation ? Le petit nombre de produits non tétraploïdes, c'est-à-dire résultats de :

. réduction + non-fécondation = dihaploïdes (2n=16), ou

. non-réduction + fécondation = hexaploïdes (2n=48),

montre que les deux composantes de l'apomixie, aposporie et parthénogénèse, sont encore étroitement liées dans ce matériel.

Pourrait-on alors considérer les deux caractères comme déterminés par deux systèmes géniques différents (à la limite deux gènes) portés par un même chromosome, les plantes à 16 ou 48 devant être analysées comme types recombinés résultat d'un crossing-over entre ces deux systèmes géniques :



S'il en était ainsi, on observerait une certaine fréquence de ces types recombinés dans toutes nos descendances hybrides, quels que soient les géniteurs utilisés, reflet de la distance génétique entre ces deux gènes - ou systèmes géniques. Au contraire, nos observations ont montré que ce taux de plantes à 48 semblait dépendre largement du parent sexué utilisé. Plus généralement, nos observations ont montré qu'il y avait un effet du degré de parenté des géniteurs utilisés. Si l'on prend en considération toutes les plantes hybrides, ou issues d'autofécondation, qui servent de base à notre analyse génétique de l'aposporie, on voit que sur 1400 plantes, nous n'en avons trouvé que 54 d'un niveau de ploïdie différent du niveau tétraploïde normal, soit moins de 4%. Mais si nous examinons seulement les croisements sexué x apomictique du diallèle de groupes, croisements pour lesquels nous avons choisi des géniteurs apomictiques très éloignés - pour certains - du compartiment sexué de départ, on observe cette fois 35 plantes issues de fécondation d'un gamète non réduit sur un total de 112, soit environ 31%.

Ces plantes à 48 observées dans ces descendances hybrides sont bien dépendantes du choix de nos parents, et non d'une distance génétique - sur un chromosome - entre deux gènes ou systèmes géniques distincts.

Si l'on a bien deux caractères distincts mais pas deux gènes distincts, c'est que notre gène A est un gène à effets pléiotropiques, ou que l'apomixie est fonction d'un système génique de type supergène ou linkat (Demarly 1979).

Si le taux de sexualité résiduelle observé au niveau embryologique chez les apomictiques naturels est bas, nous avons vu que les hybrides apomictiques obtenus conservaient cette sexualité limitée. Même si cette sexualité est due à des systèmes plurigéniques complexes, on n'observe pas chez les descendants - à de très rares exceptions près - de bouleversement

important de la reproduction. Autrement dit, il semble bien que si une plante hybride possède l'allèle A, elle se reproduit par aposporie, parthénogénèse pseudogame, et son taux de sexualité résiduelle est bas. C'est une plante apomictique dont le mode de reproduction est en tous points semblable à celui de son géniteur apomictique. L'apomixie paraît s'hériter comme un supergène. L'apomixie, c'est un *nouvel exemple d'organisation coordonnée de structures héréditaires.*

1. L'EFFET DU GÈNE A

L'effet apparent de l'allèle A, allèle d'aposporie, est d'induire la différenciation d'une ou plusieurs cellules du nucelle en sacs embryonnaires à 4 noyaux.

Nous avons montré, dans le chapitre III, que cette induction précédait, dans le temps, celle de la cellule-mère des mégaspores. Apomixie et sexualité apparaissent comme deux processus indépendants, l'effet du gène A n'étant pas de remplacer un type de fonctionnement par un autre, mais plutôt d'induire un nouveau fonctionnement, de façon précoce. Cette différence de précocité entraîne un avantage des sacs aposporiques dans la compétition avec les sacs sexués, quand les deux types de sacs se rencontrent à l'intérieur d'un même ovule. D'où le fait que nous ayions considéré les ovules à sacs multiples comme "aposporiques". D'où aussi le fait que nous ayions considéré les ovules sans sac, trop jeunes, comme potentiellement "sexués".

Cette différence dans la chronologie du développement des deux types de sacs est à rapprocher de ce qui se passe concernant le gamétophyte mâle. Sur une plante sexuée, comme sur une plante apomictique, c'est-à-dire quelle que soit la gamétogénèse femelle, le pollen est toujours le résultat d'une méiose normale. Il est toujours réduit. Et nos résultats (cf. p. 108) ont également montré qu'il ne semblait pas y avoir de différence

fonctionnelle entre ces deux types de pollen. On peut donc considérer que s'il y a une synchronisation entre gamétogènèse femelle et gamétogénèse mâle chez une plante sexuée, telle que la pénétration du tube pollinique dans l'ovule coïncide toujours avec la maturité d'un sac à 8 noyaux, cette synchronisation n'est plus réalisée chez les plantes apomictiques. Autrement dit, le tube pollinique, suivant une chronologie de développement normale (de type sexuée) sur une plante apomictique, atteint l'ovule en un moment où le sac aposporique le plus proche du micropyle est déjà mature depuis un certain temps. Et peut-être dans un état qui ne permet plus sa fécondation.

Le processus de la double fécondation chez les plantes supérieures a fait l'objet d'un certain nombre d'analyses en microscopie électronique (voir notamment Jensen et Fisher, 1967, 1968, Mogensen, 1972). Ces études s'accordent dans leur ensemble, et l'on peut considérer que le processus se déroule suivant le schéma suivant :

. pénétration du tube pollinique, au travers de l'appareil filiforme, dans une synergide dégénérée,

. décharge du contenu, cytoplasme et spermatozoïdes,

. pénétration de l'un des spermatozoïdes dans la moitié supérieure de l'oosphère qui n'est pas, à ce stade, entourée d'une paroi,

. pénétration de l'autre spermatozoïde dans la cellule centrale, qui n'est pas non plus séparée de la synergide par une paroi,

. la paroi de l'oosphère fécondée devient complète.

Si l'on tient compte de l'écart, dans le temps, entre le développement des sacs aposporiques (sacs à 4) et celui des

sacs sexués (sacs à 8), et des processus observés en microscopie électronique liés à la présence de membranes cellulaires ou de paroi cellulosique, on peut faire l'hypothèse suivante : atteignant le sac embryonnaire aposporique, au développement précoce, alors que celui-ci a une paroi cellulosique déjà très développée autour de son oosphère, le tube pollinique décharge ses deux noyaux, qui peuvent encore féconder le noyau polaire, mais se heurtent à une barrière mécanique à la pénétration de l'oosphère.

L'induction d'une parthénogénèse par une pollinisation retardée qui se pratique expérimentalement avec succès (Kimber et Riley, 1963) peut être considérée comme un argument en faveur de notre hypothèse.

Chez *Panicum maximum*, cette hypothèse permet d'expliquer l'observation de quatre types de produits dans les descendances des plantes apomictiques de la collection (figure 10) :

. les oosphères des sacs aposporiques restent non fécondées dans leur grande majorité, et conduisent au type de phénotype maternel,

. les plus tardifs des sacs aposporiques rendent compte des hors-types hexaploïdes observés,

. les ovules à sac unique à 8 noyaux les plus précoces sont à l'origine des rares dihaploïdes,

. les autres conduisent aux hors-types les plus fréquents, produits d'une fécondation d'un gamète réduit.

Si le décalage, dans le temps, entre le développement des deux types de sacs, suffit à expliquer les descendances observées, on peut considérer que *la parthénogénèse est une conséquence, normale, de l'aposporie*. L'apomixie, résultat de l'association de ces deux processus, peut être considérée, dans le

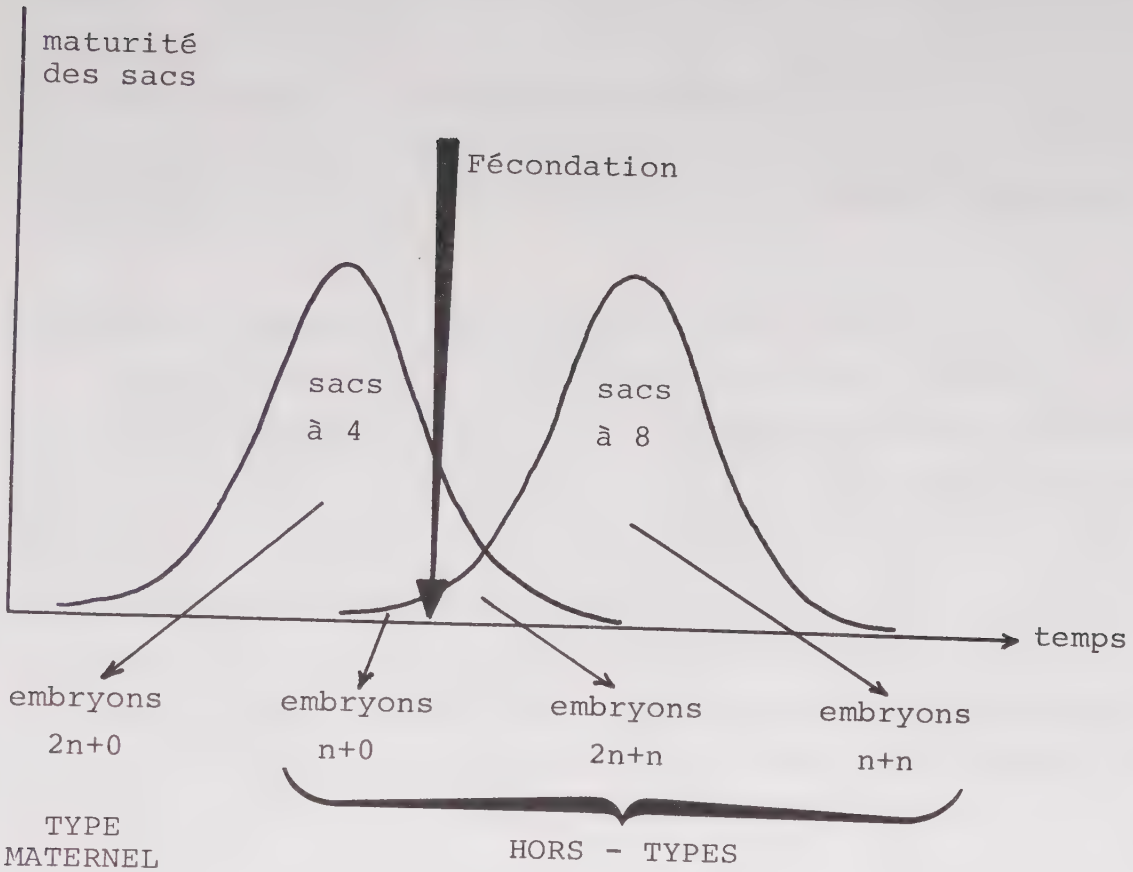


Figure 10. Le développement précoce des sacs embryonnaires à 4 par rapport aux sacs à 8 au niveau tétraploïde, fait de la parthénogénèse une conséquence normale de l'aposporie.

cas de notre matériel, comme un tout, un seul caractère. Autrement dit, le gène A, qui induit le développement aposporique, induit également la parthénogénèse. Plus qu'un gène de structure, A pourrait donc être considéré comme un gène de régulation, l'allèle A permettant de déréprimer un programme de fonctionnement apomictique latent. Nous reviendrons, dans la conclusion, sur cette hypothèse.

L'hypothèse parthénogénèse conséquence d'aposporie qui découle naturellement des observations embryologiques et morphologiques réalisées, peut sans doute être rapidement vérifiée.

Les observations, en microscopie électronique, du processus de la double fécondation chez les plantes supérieures, donnent des images bien nettes (cf. Jensen et Fisher 1968). Un "X-body", qui correspond à la part nucléique du gamète mâle, est bien visible, dans la synergide dégénérée, près de la membrane de l'oosphère. Si une paroi cellulosique, à ce stade, entoure complètement l'oosphère, elle doit être très facilement observée. Et s'il n'y a pas de paroi, c'est-à-dire pas de barrière mécanique, les images en microscopie électronique nous permettront au moins de suivre le devenir de ce noyau mâle.

2. NIVEAU DE PLOÏDIE ET EXPRESSION DE A

En dehors de cette étude de l'effet du gène au niveau tétraploïde, pour laquelle la microscopie électronique pourrait apporter des éléments intéressants, la relation entre le niveau de ploïdie et le mode de reproduction reste à préciser. Des ségrégations mendeliennes n'ont été observées qu'au niveau tétraploïde. Si le gène A n'est pas un gène de structure, mais une sorte d'interrupteur, de déclencheur, qui ajoute un processus apomictique au cycle sexué normal en un moment tel que

cette sexualité ne pourra finalement pas s'exprimer, pourquoi ne peut-on observer de plantes apomictiques au niveau diploïde ? Si l'on examine le cas des hexaploïdes, qui résultent de la fécondation d'un gamète non réduit produit par une plante sexuée aaaa par le pollen d'un apomictique Aaaa, on attend des structures génotypiques Aaaaaa ou aaaaaa en ségrégation de type 1:1, or toutes les plantes observées sont apomictiques. La polyploïdisation a donc des effets qui perturbent le fonctionnement normal du système génique et/ou elle est en elle-même inductrice d'apomixie dans le cas particulier de ce matériel. Quel type d'explication peut-on trouver à cet effet de la polyploïdie ?

Biochimie des polyploïdes

Le passage d'un niveau de ploïdie au niveau supérieur s'accompagne très généralement de modifications au niveau des synthèses. On constate ainsi une augmentation de certaines activités enzymatiques, et des perturbations dans les processus de régulation (DeMaggio et Lamburkos 1974).

Les études réalisées sur certains composés phénolés ont montré qu'à ces modifications quantitatives s'ajoutaient des modifications qualitatives. Ainsi, étudiant les flavonoïdes chez le *Phlox drummondii*, Levy (1976) a constaté que 14 composés trouvés chez les tétraploïdes artificiels issus de colchicine (tétraploïdes isogéniques) n'existaient pas chez le diploïde d'origine, et que 8 autres, qui existaient chez le diploïde, ne se retrouvaient pas chez les tétraploïdes. Pour l'auteur, c'est là le résultat d'une perturbation dans les mécanismes qui régulent la biosynthèse des flavonoïdes. La perte de certains composés serait due à la répression de certains gènes structuraux, le gain à la dérepression de certains autres. Autrement dit, la polyploïdisation agirait, comme d'autres modifications du fonctionnement normal (réalisées par

exemple par les cultures in vitro, où les programmes dits d'introgression) pour modifier les parts transcrites et non transcrites de l'ADN.

Dans une synthèse sur la chimie des polyploïdes, et après examen de différents exemples, Mears (1980) note donc que le doublement du nombre chromosomique peut conduire à :

. une augmentation de l'activité enzymatique,

. des modifications dans les équilibres d'activités,

. des activités et des équilibres nouveaux,

. des modifications dans les composés phénolés.

Toutes ces différences pouvant être expliquées en terme de perturbation dans la régulation de l'expression des gènes.

La polyploïdie source d'apomixie est une vieille hypothèse qui, si elle a trouvé peu d'arguments pour la supporter, en a trouvé beaucoup pour qu'on puisse l'éliminer. Le fait le plus significatif est que les très nombreux doublements par la colchicine de diploïdes sexués réalisés jusqu'ici ont toujours donné des polyploïdes également sexués. Quand un diploïde sexué, comme le *Paspalum hexastachyum*, produit des tétra - et hexaploïdes apomictiques (Quarin et Hanna, 1980), ce fait est noté comme tout à fait exceptionnel.

Bien que l'association entre l'apomixie et la polyploïdie soit très étroite, il n'y a pas d'explication de cause à effet (Stebbins 1950). L'hypothèse de Gustafsson (1947) était que bien que l'apomixie puisse être induite au niveau diploïde par certaines mutations favorables, l'action de plusieurs de ces gènes inducteurs était plus forte au niveau polyploïde qu'au niveau diploïde (effet de dosage). Mais ceci se basait sur l'idée d'un déterminisme génétique complexe et d'une apomixie

récessive par rapport à la sexualité. Ce que l'on peut sans doute retenir est que l'association entre apomixie et polyploïdie est de type secondaire, due au fait que de nombreux polyploïdes, et surtout ceux qui sont chromosomiquement instables, peuvent se reproduire de manière plus efficace s'ils sont apomictiques que s'ils sont sexués (Stebbins, 1950).

Polyploïdie et vitesse de développement.

L'observation d'une différence dans les chronologies de développement des deux types de sacs nous incite à accorder encore au facteur temps une importance prépondérante. D'autant plus que le rythme des divisions cellulaires, mitotiques et méiotiques, est positivement corrélé avec le niveau de ploïdie (Bennet 1972). Les cycles cellulaires sont d'autant plus rapides que le niveau de ploïdie est bas. Par conséquent si le gène A a pour effet l'initiation, en un temps t (temps fixe, indépendant du niveau de ploïdie), d'une différenciation de cellules somatiques, les sacs à 4 noyaux qui en résultent pourraient être formés trop tard au niveau 2x, trop tôt au niveau 6x, pour concurrencer efficacement le processus sexué normal. L'alternative, au déterminisme monogénique, ne serait ainsi possible qu'au seul niveau 4x (figure 11).

Un tel schéma, tenant compte de l'effet du niveau de ploïdie sur les vitesses de division cellulaire, pourrait permettre d'expliquer l'absence d'apomixie au niveau 2x malgré la présence de l'allèle A. Mais nous avons également observé des plantes hexaploïdes apomictiques avec une structure génotypique aaaaaa, notamment dans les descendants par autofécondation de plantes sexuées 4x. A ce niveau de ploïdie, comme nous l'avons représenté dans la figure 11, la maturation de sacs à 8 doit être très retardée. Peut-être ce retard est-il suffisant pour déréprimer un programme apomixie latent, et éviter ainsi à la plante une stérilité. Dans notre schéma théorique, la courbe de maturation des sacs à 4 ainsi formés est décalée vers la

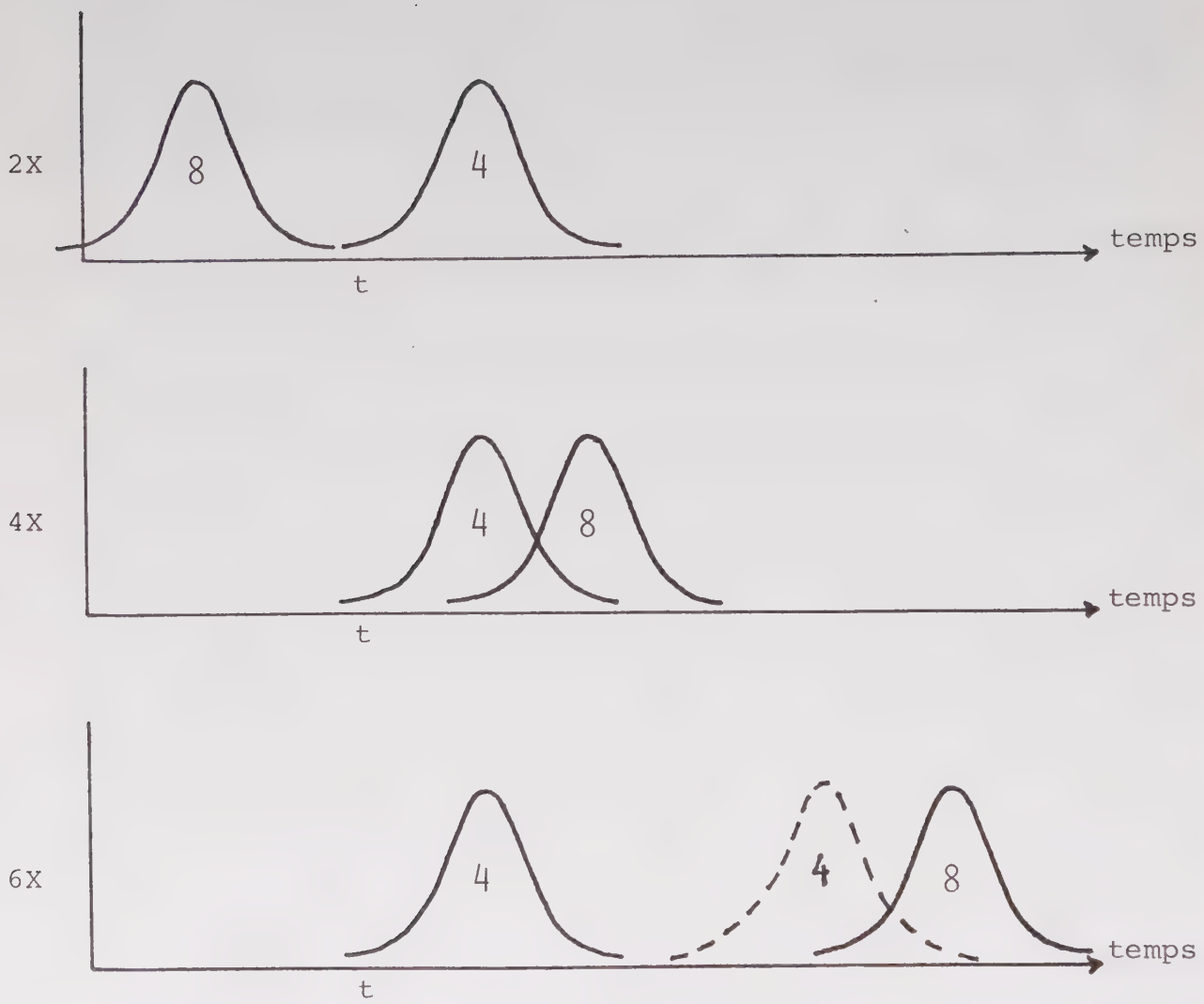


Figure 11. Apomixie et polyploïdie. Les vitesses de division cellulaire sont dépendantes du niveau de ploïdie. Si à un temps t un gène A initiait une différenciation de cellules somatiques, les sacs embryonnaires à 4 noyaux qui en résulteraient seraient formés trop tard au niveau diploïde, trop tôt au niveau hexaploïde, pour concurrencer le processus sexué normal. Les diploïdes sont tous sexués, les hexaploïdes sont tous apomictiques. Le niveau tétraploïde est le seul où une alternative peut se manifester. En absence du gène A, un développement de type apomictique peut être observé au niveau hexaploïde (pointillés) dont l'origine reste à déterminer.

droite par rapport à celle qui correspond aux sacs liés au gène A, et rend ainsi compte de la nature encore facultative de l'apomixie de ces hexaploïdes. (°)

En dehors des arguments d'ordre biochimique et d'un effet des vitesses de développement, on peut également songer à un effet des comportements méiotiques. Les plantes diploïdes ont des méioses régulières. Plus le niveau de ploïdie est élevé et plus ces méioses deviennent complexes et cause de stérilité, en régime sexué. L'observation de plantes uniquement apomictiques au niveau 6x pourrait s'expliquer par une contresélection des formes sexuées dues à des comportements méiotiques trop perturbés. Dans le cas des plantes hexaploïdes issues d'hybridations sexué x apomictique, ces phénomènes pourraient expliquer la stérilité d'une partie d'entre elles (les aaaaaa), non leur absence. Dans la série d'hybridations appelée diallèle de groupe, qui a donné 45 hexaploïdes apomictiques, 18 plantes seulement n'ont pas fleuri - et rien ne prouve évidemment qu'elles soient toutes 6x.

L'apparition de plantes non tétraploïdes dans nos descendances est restée un phénomène limité. Nous avons déjà mentionné leur fréquence : moins de 4 pour cent. Par ailleurs, les ségrégations observées au niveau tétraploïde dans nos premières descendances nous ont tout naturellement conduit à nous concentrer sur l'analyse génétique. De sorte que l'expression des modes de reproduction en fonction des niveaux de ploïdie reste encore largement du domaine de la prospective. Les observations réalisées permettent seulement de faire les quelques hypothèses que nous venons de formuler et d'orienter ainsi les recherches qui pourraient être poursuivies sur ce matériel (voir conclusion).

(°) Les hexaploïdes n'ont pas fait l'objet d'une analyse détaillée quant à leur taux de sexualité, mais regroupant les résultats des déterminations sur 15 ou 20 ovules, on trouve un taux moyen de 14,8% (sur 236 ovules observés).

Un accent pourrait être mis sur ces plantes hexaploïdes. En précisant la nature de leur apomixie, peut-être pourrait-on mettre en évidence deux types d'hexaploïdes, correspondant aux deux génotypes Aaaaaa et aaaaaa ? Et si la vitesse de division est bien le facteur important, il serait intéressant de doubler par la colchicine des triploïdes et des tétraploïdes sexués. Plus généralement, il serait souhaitable de préciser la chronologie de l'embryogénèse aux différents niveaux de ploïdie.

3. L'UTILISATION DE L'APOMIXIE EN AMÉLIORATION DES PLANTES

Le type d'apomixie gamétophytique que nous venons d'étudier, de par sa nature (chapitre III) et son hérédité (chapitre IV), offre un certain nombre d'avantages pour l'exploitation des variétés améliorées :

. conservation indéfinie de la vigueur hybride associée à une propagation par graines. L'apomixie est le seul mode de reproduction qui assure une telle conservation. D'un intérêt tout particulier pour les céréales allogames (mil ou maïs), mais aussi pour les autogames pour lesquelles on exploite également la vigueur hybride (blé, sorgho).

. simplification de la production grainière. Et donc diminution de son coût. Un élément important pour les variétés hybrides comme les maïs modernes.

. augmentation du nombre de combinaisons géniques dans lesquelles on peut sélectionner les nouvelles variétés. Après une hybridation, même si elle est réalisée entre géniteurs très différents, tous les produits apomictiques se trouvent fixés, même si chromosomiquement ils se comportent de façon irrégulière. C'est l'application d'un pouvoir de survie lié à l'apomixie. Exemples : les formes pentaploïdes (5x) des

des *Paspalum notatum* et *Cenchrus ciliaris*, variétés fourragères ayant 20 II et 10 I à la méiose, et que l'apomixie permet d'exploiter. (°)

On ne peut se contenter d'envisager les avantages et ignorer les objections des producteurs de semences : s'il y a apomixie, sans doute la graine sera-t-elle beaucoup moins chère, mais il n'y aura plus de protection des variétés créées par nos sociétés.

Il y a deux types de réponse à une telle objection :

. le producteur semencier peut commercialiser des variétés apomictiques composites. Pour lui, la production grainière reste simple et bon marché. Le mélange est sa garantie, que le cultivateur peut difficilement reproduire. Il assure de plus par cette formule composite une protection phytosanitaire qui ne peut nuire à son image commerciale.

. l'apomixie intéresse surtout les graminées (céréales et fourrages) de la zone intertropicale. Donc les pays du tiers monde. Pour lesquels l'objectif majeur est l'autosuffisance alimentaire.

Dans cette optique, l'apomixie transférée aux céréales de la zone intertropicale, c'est l'assurance d'une augmentation considérable des rendements - il suffit de penser à l'hétérogénéité extrême des champs de mil en Afrique - et donc une possible contribution importante à la solution du problème de la faim.

(°) On peut ajouter une plus facile identification des variétés. Les types apomictiques étant définitivement fixés, leur reconnaissance ne pose aucun problème.

L'apomixie existe, chez de nombreuses graminées. Et son déterminisme génétique, pour autant qu'on puisse extrapoler à partir des résultats obtenus chez *Panicum* et quelques autres Panicoidées, permet d'envisager d'utiliser le caractère comme beaucoup d'autres caractères agronomiques intéressants. Mais les problèmes pratiques sont différents selon le type de plante que l'on cherche ainsi à améliorer (figure 12).

3.1. LES ESPECES FOURRAGERES APOMICTIQUES

Chez les graminées fourragères intertropicales qui possèdent des formes apomictiques, apomixie et sexualité se trouvent à l'intérieur d'un même pool génique. Autrement dit il n'y a pas de problème important de distance génétique entre les deux compartiments sexué et apomictique : les hybridations sex-x-apo donnent toujours des produits hybrides fertiles et - si apomictiques - directement utilisables.

Même si des tentatives d'amélioration d'espèces apomictiques ont été faites depuis longtemps et sur des plantes variées - notamment les espèces du genre *Poa* - il semble que la possibilité de manipulation de l'apomixie et de la sexualité, à l'intérieur d'un même pool génique, n'ait été démontrée que très récemment, par la création de variétés nouvelles apomictiques. Ceci simultanément, aux Etats-Unis, par Bashaw (1974, 1980) et ses associés dans le programme *Cenchrus*, et en Côte d'Ivoire, par Pernès et al. (1975) dans le programme *Panicum* de l'ORSTOM (Planche XI). Le tableau XXXII dresse la liste des différentes combinaisons réalisées jusqu'ici dans le cadre de ce programme. Malgré ces résultats très encourageants, il faut considérer que ces modes de reproduction alternatifs sont tout de même plus difficiles à exploiter que ceux du type multiplication végétative, et qu'ils demandent une connaissance approfondie du complexe agamique concerné dans sa totalité (Harlan 1965).

PLANCHE XI

Hybrides apomictiques. En haut, P4, premier hybride créé, issu du croisement K189.T x G23. Ci-contre le 2A5, hybride trois voies. Avec un nombre de talles nettement supérieur à P4, des feuilles fines, une excellente production grainière, c'est un des meilleurs hybrides actuellement en collection.

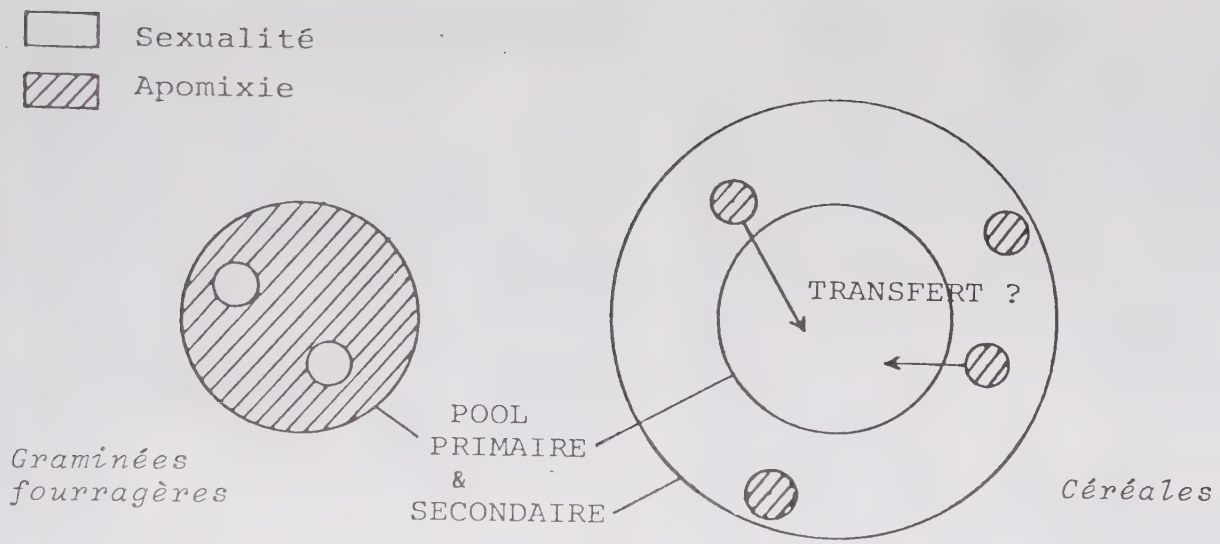


Figure12. Utilisation de l'apomixie: deux situations différentes chez les plantes fourragères et chez les céréales.

	S1	x	A1	x	A2	x	A3
1. F1 (1Ax)			G3				
			57				
			G23				
			267				
			K211				
			G17				
			K4				
			C1				
			280				
			T25				
			K26				
			K20				
			H612				
			K220				
			64				
			K229				
			T113				
2. 3 voies (2Ax)			G23		57		
			G23		G17		
			G23		C1		
			G23		280		
			G23		T25		
			G23		K26		
			G3		K211		
			G3		G17		
			G3		K4		
			G3		C1		
			G3		280		
			G3		T25		
			G3		K26		
			G3		K20		
3. 4 voies (3Ax)			G3		T25		C1

Tableau XXXII. Liste des différentes combinaisons réalisées dans le cadre du programme *Panicum* en Côte d'Ivoire (situation en 1980). Les sexués S1 utilisés sont essentiellement le K189.T et des formes morphologiquement assez voisines. Chaque hybride sélectionné est répertorié en fonction de sa génération (premier chiffre : 1, 2 ou 3), de son mode de reproduction (A : apomictique, S : sexué) - d'où les catégories 1Ax, 2Ax et 3Ax. cf. matériel et méthodes pour les clones apomictiques utilisés.

PLANCHE XII

Deux exemples d'hybrides Maïs-*Tripsacum* obtenus par Petrov et ses associés.

3.2. LE TRANSFERT AUX CEREALES

L'idée de l'utilisation de l'apomixie pour fixer la vigueur hybride des variétés de maïs n'est pas nouvelle. En URSS, et dès 1962, Petrov et ses associés ont initié un programme de transfert à partir d'une forme tétraploïde displosporique de l'espèce *Tripsacum dactyloides* (2n=72). Hanna (1980, c.p.) vient d'initier un programme d'hybridations interspécifiques dans le genre *Pennisetum* avec pour objectif le transfert de l'apomixie chez le mil.

Même si les produits du programme de Petrov (Planche XII), basé sur une unique combinaison génétique - un maïs moderne croisé par une forme de l'espèce sauvage - peuvent être considérés comme un encouragement, notre analyse des processus apomictiques et les données de Harlan et de Wet (1977) montrent que la voie qui a été suivie jusqu'ici est loin d'être la meilleure voie possible.

Tripsacum dactyloides n'a pas eu, dans l'histoire du maïs, la place que certains auteurs lui ont longtemps attribuée (voir la synthèse de Mangelsdorf, 1974). Mais il semble qu'il n'y ait toutefois pas de barrière insurmontable aux hybridations avec l'espèce cultivée. Les obstacles rencontrés autrefois provenaient de ce que l'on tentait de croiser des maïs modernes, génétiquement très proches les uns des autres, par l'espèce sauvage. De Wet (1980, comm. pers.) a constaté qu'en faisant varier le géniteur maïs on arrivait toujours à trouver une combinaison fonctionnelle, quel que soit le *Tripsacum* utilisé. Ces travaux ont montré qu'il existe des différences très nettes de compatibilité, et ne pas en tenir compte dans la première étape du programme de transfert revient à s'en remettre au seul hasard. Avec une certaine réussite, il faut le reconnaître, pour les chercheurs soviétiques.

Perspectives de recherches : le schéma du transfert

Si l'on considère l'exemple du *Tripsacum* - mais notre schéma pourra tout aussi bien s'appliquer à un autre groupe comme celui des *Pennisetum* - force est de reconnaître qu'on sait encore peu de choses de sa variabilité et de ses relations, en terme de distances génétiques, avec les maïs traditionnels ou modernes.

La procédure à utiliser pour transférer l'apomixie du *Tripsacum dactyloides* au maïs consiste d'abord à échantillonner dans les deux espèces de manière à avoir une bonne représentation de leurs diversités respectives. On reportera ensuite sur cette représentation les résultats des analyses embryologiques (confirmées par des analyses de descendances). Enfin, on tentera de réaliser les croisements qui apparaissent devoir être les plus faciles du fait du moindre éloignement entre les parents. Le transfert proprement dit se fera par une série de rétrocroisement par le maïs et sélection sur le marqueur sac à 4 noyaux (et/ou un autre marqueur lié à l'apomixie qui reste à mettre en évidence). (°)

Une procédure telle que celle que nous venons de présenter est également envisageable chez *Pennisetum*. Mais contrairement à la situation qui existe pour les Maydées (des collections mondiales importantes existent, notamment au CIMMYT), un effort préalable important est à consentir dans le domaine de la prospection des espèces apparentées aux formes cultivées.

(°) On sait qu'il existe des formes diplosporiques chez *T. dactyloïdes* (Farquharson 1955) et sans doute aussi aposporiques (Harlan, comm. pers.), mais aucun criblage important n'a jusqu'ici été réalisé.

3. LA SYNTHESE

Une autre voie, encore presqu'inexploitée, peut conduire à l'obtention d'une céréale apomictique. C'est celle qui vise à recombiner dans un même individu des caractéristiques qui existaient, séparément, dans des formes déjà cultivées : une fréquence élevée de gamètes non réduits, et un fort taux d'haploïdisation.

Il existe actuellement, chez le maïs, des mutants qui conduisent à une proportion importante de plantes haploïdes dans les descendances (gène elongate de Rhoades 1956, Coe 1959). D'autres, qui donnent beaucoup de polyploïdes, par fécondation de gamètes non réduits (de Wet, comm. pers.). De telles possibilités existent également chez l'orge (Hagberg et Hagberg 1980), chez la pomme de terre (Hermsen 1980), et sans doute chez d'autres plantes cultivées.

Que la recombinaison de ces caractéristiques, qui sont les deux composantes du processus, puisse aboutir à des types ayant une reproduction apomictique, reste encore une inconnue. Dans le cas du *Panicum maximum*, nous avons montré que la parthénogénèse était vraisemblablement une conséquence de l'aposporie et non un processus indépendant. Une tentative, dans la voie de la synthèse, est actuellement en cours en Suède, sur l'orge. Et les travaux sur le matériel *Lolium-Festuca* dont nous avons déjà fait état à propos de la nature de la polyploïdisation (chapitre III) et qui sont menés en Allemagne de l'Est (Gröber et al. 1974) vont également en ce sens. Mais si l'on retrouve une certaine apomixie à l'issue d'un tel programme, quel sera l'importance de la sexualité résiduelle et donc de la variation dans les descendances ?

4. CONCLUSIONS

Le système apomixie/sexualité, au niveau tétraploïde, s'hérite de manière simple, comme si cette alternative fonctionnelle était contrôlée par un seul gène mendélien, que nous avons appelé le gène A.

Les observations embryologiques ont montré que l'apomixie n'était pas une alternative allélique de la sexualité : le développement aposporique est quelque chose qui se surajoute au processus sexué normal, l'initiation de ce type de fonctionnement intervenant avant le début de la méiose.

Aucune ségrégation pour les modes de reproduction ne s'observe aux niveaux de ploïdie autres que le niveau tétraploïde.

Cette hérédité simple d'un caractère physiologique complexe amène deux groupes de conclusions liées d'une part à l'utilisation du processus pour l'amélioration des plantes et d'autre part à la structure et au fonctionnement du "gène A".

4.1. UTILISATION

Chez toutes les plantes utiles où l'exploitation de la vigueur hybride est souhaitable, l'apomixie constitue le moyen le plus simple et le plus durable de fixer cet heterosis. Les analogies fort nombreuses observées entre le complexe *Panicum maximum*, de la tribu des Panicées, et le complexe *Bothriochloa-Dichanthium*, de la tribu des Andropogonées, et les résultats préliminaires des analyses génétiques initiées dans d'autres genres, indiquent que les résultats observés chez *Panicum* pourraient avoir une portée plus générale, au moins à l'intérieur des Panicoidées (voir tableau I).

Des efforts considérables sont consentis pour l'étude de différentes techniques de multiplication conforme et de conservation *in vitro* ; et ce sans qu'aucune certitude puisse être donnée quant à la conformité des plantes régénérées à partir de ces cultures.

L'apomixie, *ensemble des processus naturels qui aboutissent à une multiplication conforme*, existe chez de très nombreux végétaux. Et les résultats obtenus par l'ORSTOM chez *Panicum* montrent qu'il ne s'agit pas toujours de processus au déterminisme génétique très complexe, et donc difficilement utilisable. Bien au contraire.

Entre une multiplication conforme *in vitro* incertaine et relativement coûteuse, et une multiplication conforme naturelle par voie de graines, un choix très net a été fait, au niveau de la recherche. Sans doute justifié dans les cas où aucune forme apomictique n'est connue dans les espèces proches de l'espèce cultivée. Mais sûrement pas chez les Graminées.

4.2 STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DE A

Notre analyse génétique a montré que l'aptitude à former des sacs embryonnaires à 4 noyaux était liée à un gène mendélien A. Mais l'étude des descendances révèle que les plantes possédant cette aptitude ont également l'aptitude à donner des embryons sans fécondation (parthénogénèse) et sans doute aussi un système complexe de régulation de leur taux de sexualité résiduelle. Le gène A semble donc permettre l'ensemble du processus apomictique. L'apomixie étant un processus complexe, A ne peut être considéré comme LE gène d'apomixie. Plus vraisemblablement, notre analyse a mis en évidence le déterminisme d'un "verrou" : sous l'action de A, un programme de fonctionnement reproductif asexué qui était latent se trouve déréprimé.

Les dihaploïdes (réduction + parthénogénèse), les hexaploïdes (non-réduction + fécondation), et les variations possibles du taux de sexualité en fonction des conditions du milieu, constituent autant d'éléments favorables à une étude des composantes, dissociées, de l'apomixie. Ce type de plantes dont on connaît maintenant l'origine et qu'on peut raisonnablement espérer produire à la demande, doit apporter des informations nouvelles sur la nature et le degré de liaison des différents systèmes géniques directement impliqués dans la réalisation du processus apomictique proprement dit. On peut ainsi espérer trouver des situations comme par exemple les trois gènes récessifs liés à la formation du gamète non réduit mis en évidence chez la pomme de terre (Mok et Peloquin 1975). Ou préciser la nature du déterminisme du taux de sexualité : des plantes apomictiques à taux de sexualité variés étant disponibles, des croisements (apomictique à S élevé x sexué) et (sexué x apomictique à S faible) sont possibles. Les hybrides sexués obtenus pourraient être recroisés par un même apomictique et la sexualité des hybrides apomictiques ainsi obtenus comparés.

Cette dissociation des composantes de l'apomixie, couplée à une recherche intensive de marqueurs aussi bien morphologiques que biochimiques, pourrait également permettre de préciser "l'environnement génétique" de l'apomixie. Autrement dit, on pourrait d'une part chercher à préciser la structure génétique de ce que nous avons appelé le "programme apomixie" - programme "déréprimé" par A - et d'autre part chercher les caractères qui pourraient lui être liés, sans jouer pour autant un rôle direct dans la réalisation du développement apomictique.

Une étude détaillée de l'apomixie, au travers de ses différentes composantes, et des caractères associés sur le génome, peut être une source d'information sur le pourquoi du non fonctionnement de l'apomixie au niveau diploïde chez *Panicum*. Les dihaploïdes de *P. maximum* étudiés sont sexués et fertiles, ou stériles avec présence de sacs à 4 noyaux. On doit remarquer

que les dihaploïdes sexués sont issus de plantes autotétraploïdes, alors que les dihaploïdes stériles ont une origine interspécifique. Mais les méioses, dans tous les cas, sont étonnamment régulières. Si une tare est associée à l'apomixie, qui ne s'exprime qu'au niveau diploïde, on ne peut accuser une mauvaise répartition de chromosomes issus de génomes différents.

La non observation de plantes apomictiques fertiles au niveau 2x(qui sont viables et fertiles chez quelques autres espèces), indispensable à la survie des petites colonies diploïdes sexuées (Pernès 1971, 1972) pourrait peut-être s'expliquer, comme l'a fait Nogler (1978) par la létalité des gamètes haploïdes porteurs de A. Cette létalité resterait de toutes façons à expliquer. Mais si l'on examine le devenir d'une population diploïde théorique où le gène A est présent, avec les taux de sexualité faibles généralement rencontrés chez les apomictiques, le fait que les macrospores porteuses de A soient létales n'est pas une hypothèse suffisante pour expliquer l'absence (ou la disparition) des diploïdes apomictiques. Par contre, si le pollen porteur de A est létal (ou contre-sélectionné en présence de pollen a), la fréquence des plantes de génotype aa ne peut qu'augmenter dans la population.

Panicum maximum, en l'état actuel des recherches de l'ORSTOM, constitue donc un matériel exceptionnel pour une étude de base approfondie des différentes composantes de l'apomixie, leur déterminisme, et leur association. Comme le très classique exemple de l'association des caractéristiques florales de la primevère, ou les contrôles génétiques de la floraison et de la domestication des Mils, l'apomixie pourrait constituer un nouvel et bon exemple d'ensemble intégré de structures héréditaires, et donc un bon matériel pour une étude générale de la gestion des recombinaisons chez les végétaux supérieurs.

BIBLIOGRAPHIE

Les différents résultats présentés dans ce mémoire ont déjà été utilisés par l'auteur dans les publications indiquées ci-dessous, dont il n'est pas fait référence dans le texte lui-même, afin d'éviter de fastidieuses répétitions :

PERNES J., COMBES D., RENE-CHAUME R. et SAVIDAN Y., 1975 - Biologie des populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10 (2) : 77-89.

PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J. et SAVIDAN Y., 1975 - Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10(2) : 67-75.

SAVIDAN Y., 1975 - Hérédité de l'apomixie. Contribution à l'étude de l'hérédité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10-2) : 91-95.

PERNES J., RENE J., RENE-CHAUME R., SAVIDAN Y. et SOUCIET J.L., 1975 - Problèmes posés par la multiplication par graines des *Panicum maximum*. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10(2) : 127-133.

PERNES J., SAVIDAN Y. et RENE-CHAUME R., 1975 - *Panicum* : structures génétiques du complexe des *Maximae* et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. Boissiera, Genève, 24 : 383-402.

SAVIDAN Y., 1978 - L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en amélioration des plantes. Ann. Amélior. Plantes, 28(1) : 1-9.

SAVIDAN Y., 1978 - Analyse génétique des descendants de croisements sexués x apomictiques chez *Panicum maximum*. II. Nombres chromosomiques et modes de reproduction *in* "L'apomixie chez les végétaux et les animaux", D.F. PETROV, Ed.,Novosibirsk, p. 237-243 (en russe).

SAVIDAN Y., 1980 - Chromosomal and embryological analyses in sexual x apomictic hybrids of *Panicum maximum* Jacq. Theor. Appl. Genet., 57 : 153-156.

SAVIDAN Y., 1980. Genetic control of facultative apomixis and application in breeding *Panicum maximum*. Communication au XIVth Int. Congr. Genetics, Moscou 1978. *in* "induced mutagenesis and apomixis", D.F. PETROV, Ed., Novosibirsk, p. 96-101 (en russe).

SAVIDAN Y. et PERNES J., Diploid-tetraploid-dihaploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. Evolution (sous presse).

SAVIDAN Y., Embryological analysis of facultative apomixis in *Panicum maximum* Jacq. Crop Sci. (sous presse).

SAVIDAN Y., Genetics and utilization of apomixis for the improvement of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) Proc. XIVth Int. Grassl. Congr. 1981 (sous presse).

SAVIDAN Y., COMBES D., PERNES J., NOIROT M. et CHAUME R., *Panicum maximum*. *in* "Manuel de Ressources Génétiques", ACCT Ed., vol. 1 (sous presse).

Autres références utilisées :

ÅKERBERG E., 1942 - Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. Hereditas, 28 : 1-126.

ALMGÅRD G., 1966 - These. Uppsala.

ASKER S., 1979 - Progress in apomixis research. Hereditas 91 : 231-240.

BABCOCK E.B. et STEBBINS G.L., 1938 - The american species of *Crepis* ; their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Carnegie Inst., Washington. Publ. n° 504 : 200 p.

BASHAW E.C., 1974 - The potential of apomictic mechanisms in grass breeding. Proc. XIIth Int. Grassl. Congr. 15-20.

BASHAW E.C., 1980 - Apomixis and its application in crop improvement. *in* Hybridization of crop plants. ASA publ. 45-63.

BATTAGLIA E., 1963 - Apomixis. *in* Recent Advances in the embryology of Angiosperms, 8 : 221-264.

BENNETT M.D., 1972 - Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. Proc. R. Soc. Lond. B 181 : 109-135.

BOGDAN A.V., 1963 - A note on breeding behaviour of *Panicum maximum* in Kenya. Tropical Agric. 40 : 313-314.

BROWN W.V. et EMERY W.H.P., 1958 - Apomixis in the Gramineae : Panicoideae. Amer. J. Bot., 45 : 253-263.

BURTON G.W. et FORBES I., 1960 - The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia grass (*Paspalum notatum* Flugge). Proc. VIIIth Int. Grassl. Congr. 66-71.

BURTON G.W., MILLOT J.C. et MONSON W.G., 1973 - Breeding procedures for *Panicum maximum* Jacq suggested by plant variability and mode of reproduction. Crop. Sci. 13 : 717-720.

CHRISTOFF M., 1942 - Die genetische Grundlage der apomiktischen Fortpflanzung bei *Hieracium aurantiacum* L. Z. indukt. Abstamm.-u. Vererb. L., 80 : 103-125.

CLAUSEN J., 1961 - Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas. Euphytica, 10 : 87-94.

CLEIJ G., DE BOCK T.S.M., LEKKERKERKER B., 1976 - Crosses between *Beta vulgaris* L. and *Beta lomatogona* F. et M. Euphytica, 25 : 539-547.

COE E.H., 1959 - A line of maize with high haploid frequency. Amer. Natur. 43 : 381.

COMBES D., 1972 - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique. Thèse Univ. Paris. Mémoires ORSTOM, 77, 99 p. (1975).

COMBES D. et PERNES J., 1970 - Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq en relation avec le mode de reproduction. C.R. Acad. Sci. Paris, 270 : 782-785.

CRANE C.F., 1978 - Apomixis and crossing incompatibilities in some Zephyrantheae. PhD Thesis. Univ. of Texas Austin.

DEMARLY Y., 1979 - The concept of linkat. Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crop, Wageningen 1978, Pudoc. Wageningen 1979 : 257-265.

EMBERGER L., 1960 - Traité de botanique systématique. t.II : les végétaux vasculaires. Masson, Paris, 1539 p.

FARQUHARSON L.I., 1955 - Apomixis and polyembryony in *Tripsacum dactyloides*. Amer. J. Bot. 42 : 737-743.

GERSTEL D.U. et MISHANEC W.M., 1950 - On the inheritance of apomixis in *Parthenium argentatum*. Bot. Gaz. 112 : 96-106.

GERSTEL D.U., HAMMOND B.L. et KIDD C., 1953 - An additional note on the inheritance of apomixis in Guayule. Bot. Gaz. 115 : 89-93.

GROBER K., MATZK F. et ZACHARIAS M., 1974 - Untersuchingen zur Entwicklung der apomiktischen Fortplflanzungsweise bei Futtergräsern. I. Art und Gattungskreuzungen. Kulturplflanze XXII : 159-189.

GUPTA P.K., ROY R.P. et SING A.P., 1970 - Aposporous apomixis : seasonal variation in tetraploid *Dichanthium annulatum* (Forssk.) Stapf. Portug. Acta Bid., 11 : 253-260.

GUSTAFSSON Å,, 1946, 1947 - Apomixis in higher plants. Lunds Univ. Arsskr. 42 : 1-66 (1946), 43 : 71-178 et 43 : 183-370 (1947).

HAGBERG A. et HAGBERG G., 1980 - High frequency of spontaneous haploids in the progeny of an induced mutation in barley. Hereditas, 93 : 341-343.

HAIR J.B., 1956 - Subsexual reproduction in *Agropyron*. Heredity 10 : 129-160.

HANNA W.W., POWELL J.B., MILLOT J.C. et BURTON G.W., 1973 - Cytology of obligate sexual plants in *Panicum maximum* Jacq and their use in controlled hybrids. Crop. Sci. 13 : 695-697.

HARLAN J.R., 1965 - The use of apomixis in the improvement of tropical and subtropical grasses. Proc. IXth Int. Grassl. Congr. 191-193.

HARLAN J.R., BROOKS M.H.; BORGAONKAR et DE WET J.M.J., 1964 - Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloo* and *Dichanthium*. Bot. Gaz. 125 : 41-46.

HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1975 - On ö. Winge and a prayer : the origins of polyploidy. Bot. Rev., 41 : 361-390.

HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1977 - Pathways of genetic transfer from *Tripsacum* to *Zea mays*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 74 : 3494-3497.

HERMSEN J.G.Th., 1980 - Breeding for apomixis in Potato : pursuing a utopian scheme. Euphytica,29 : 595-607.

HERR J.M., 1971 - A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. Amer. J. Bot., 58 : 785-790.

IZMAIŁOW R., 1967 - Observations in embryo and endosperm development in various chromosomic types of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov., série Bot., 10 : 99-111.

JASSEM B., 1976 - Embryology and genetics of apomixis in the section *Corollinae* of the genus *Beta*. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., XIX : 149-172.

JAVIER E.Q., 1970 - The flowering habits and mode of reproduction of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq). Proc. XIth Int. Grassl. Congr., 284-289.

JENSEN W.A., 1968 - Cotton embryogenesis : the zygote. Planta 79 : 346-366.

JENSEN W.A. et FISCHER D.B., 1967 - Cotton embryogenesis : double fertilization. Phytomorphology, 17 : 261-269.

JENSEN W.A. et FISCHER D.B., 1968 - Cotton embryogenesis : the entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac. Planta, 78 : 158-183.

JOHNS C.W. et BASHAW E.C., 1980 - New sources of sexuality in apomictic buffelgrass. Agron. Abstr. Madison, 58.

JOHNSON S.A., DEN NIJS T.P.M., PELOQUIN S.J. et HANNEMAN R.E., 1980 - The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. Theor. Appl. Genet., 57 : 5-9.

KIMBER G. et RILEY R., 1963 - Haploid angiosperms. Bot. Rev., 29 : 480-531.

KNOX R.B., 1967 - Apomixis : seasonal and population differences in a grass. Science, 157 : 325-326.

KNOX R.B. et HESLOP-HARRISON J., 1963 - Experimental control of aposporous apomixis in a grass of the Andropogoneae. Bot. Notis., 116 : 127-141.

LEVY M., 1976 - Altered glycoflavone expression in induced autotetraploids of *Phlox drummondii*. Biochem. Syst. Ecol., 4 : 249-259.

MAHESHWARI P., 1950 - An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw Hill ed., New York, 453 p.

MANGELSDORF P.C., 1974 - Corn, its origin, evolution and improvement. Belknap, Harvard Univ. Press.

MEARS J.A., 1980 - Chemistry of polyploids : a summary with comments on *Parthenium* (Asteraceae Ambrosiineae). *in* : Polyploidy, biological relevance, W.H. Lewis ed., Plenum New York : 77-101.

MENDEL G., 1869 - Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde. Ostwalds Klassiker der ex. Wiss. 121

MENDIBURU A.O. et PELOQUIN S.J., 1976 - Sexual polyploidization and depolyploidization : some terminology and definition. Theor. Appl. Genet., 48 : 137-143.

MOGENSEN H.L., 1972 - Fine structure and composition of the egg apparatus before and after fertilization in *Quercus gambelii* : the fonctional ovule. Amer. J. Bot. 59 : 931-941.

MOK D.W.S. et PELOQUIN S.J., 1975 - Three mechanisms of 2n pollen formation in diploid potatoes. Can. J. Genet. Cytol., 17 : 217-225.

MÜNTZING A., 1940 - Further studies on apomixis and sexuality in Poa. Hereditas, 26 : 115-190.

MÜNTZING A. et MÜNTZING G., 1945- The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea*. Bot. Not. 49-71.

MÜNTZING A., 1958 - The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla*. Hereditas, 44 : 145-160.

MÜNTZING A., 1980 - Mode of propagation and chromosomal peculiarities in scotch material of *Poa alpina*. Hereditas, 92 : 291-296.

NAKAJIMA K., KOMATSU T., MOCHIZUKI N. et SUZUKI S., 1979 - Isolation of diploid and tetraploid sexual plants in guineagrass (*Panicum maximum* Jacq.). Japan J. Breed., 29 : 228-238

NARAYAN K.N., 1951 - Cytogenetic studies of apomixis in *Pennisetum*. These, Univ. Calif.

NOGLER G.A., 1978 - Zur Zytogenetik der Apomixis bei *Ranunculus auricomus*. ETH Zurich.

NYGREN A., 1954 - Apomixis in the angiosperms. Bot. Rev., 20 : 577-649.

OSTENFELD C.H., 1910 - Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Z. indukt. Abstamm.-u. Verb.t., 3 : 241-285.

PERNES J., 1971 - Etude du mode de reproduction : apomixie facultative, du point de vue de la génétique des populations. Travaux et Documents de l'ORSTOM, 14 : 66 p.

PERNES J., 1972 - Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées). Thèse, Univ. Paris 1972. in mémoires ORSTOM 75, (1975).

PERNES J. et COMBES D., 1970 - Incidence des modes de reproduction sur la structure et la différenciation des populations naturelle de *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM sér. biol., 14 : 14-34.

PERNES J., COMBES D. et RENE-CHAUME R., 1970 - Différenciation des populations naturelles de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications non transmissibles par graines et autoentretenues par multiplication végétative. C.R. Acad. Sci. Paris, 270 : 1992-1995.

PERNES J., RENE J., RENE-CHAUME R., LETENNEUR L., ROBERGE G. et MESSAGER J.L., 1975 - *Panicum maximum* Jacq. et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. Rev. Elev. méd. vêt. Pays trop., 28 : 239-264.

PETROV D.F., BELOUSOVA N.I. et FOKINA E.S., 1978 - The inheritance pattern of apomictic elements in interspecific hybrids between maize and *Tripsacum*. Proc. XIVth Int. Congr. Genet. Moscou, : 184.

PETROV D.F., BELOUSOVA N.I. et FOKINA E.S., 1979 - Inheritance of apomixis and its elements in corn-*Tripsacum* hybrids. Genetika 15 : 1827-1836.

POWERS L., 1945 - Fertilization without reduction in guayule (*Parthenium argentatum* Gray) and a hypothesis as to the evolution of apomixis and polyploidy. Genetics 30 : 323-346.

QUARIN C.L. et HANNA W.W., 1980 - Effect of three ploidy levels on meiosis and mode of reproduction in *Paspalum hexastachyum*. Crop. Sci. 20 : 69-75.

READ J.C. et BASHAW E.C., 1969 - Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in buffelgrass and birdwoodgrass. Crop. Sci. 9 : 805-806.

RHOADES M.M., 1956 - Genetic control of chromosome behaviour. Maize Genet. Coop. Newsl. 30 : 38-42.

RIEGER R., MICHAELIS A. et GREEN M.M., 1976 - Glossary of genetics and cytogenetics; Spinger Verlag Berlin, 647 p.

RUTISHAUSER A., 1954 - Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus* Arten. Mitt. Naturg. Ges. Schaffhausen 25 : 1-45.

RUTISHAUSER A., 1967 - Fortpflanzengsmodus und meise apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplasmotologia, Springer Verlag, 245 p.

SARAN S. et DE WET J.M.J., 1966 - A rapid squash method for grass embryology. Proc. Okla. Acad. Sci, 46 : 17-19.

SING A.P. et MEHRA K.L., 1971 - Methods for induction and utilization of variability in the improvement of an apomictic grass : *Dichanthium annulatum* complex . Theor. Appl. Genet. 41 : 259-262.

SMITH R.L., 1972 - Sexual reproduction in *Panicum maximum* Jacq. Crop. Sci. 12 : 624-627.

SNYDER L.A., 1957 - Apomixis in *Paspalum secans*. Amer. J. Bot. 44 : 318-324.

SOUCIET J.L., 1978 - Contrôle de l'inhibition de la germination chez une espèce apomictique, le *Panicum maximum* : étude plus particulière de l'influence du gamète mâle sur la constitution génotypique de l'albumen. Thèse, Univ. Paris XI.

STEBBINS G.L., 1950 - Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press.

STEBBINS G.L., 1971 - Chromosomal evolution in higher plants. Addison. Wesley Publ. Co. 216 p.

STRASBURGER Ed. 1905 - Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben Jahrb. wiss. Bot. 41 : 88-164.

STRASBURGER Ed. 1909 - Zeitpunkt der Bestimming des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beitr. 7 : 1-124.

TALIAFERRO C.M. et BASHAW E.C., 1966 - Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. Crop. Sci. 6 : 473-476.

VEYRET Y., 1965 - L'apomixie chez les angiospermes. Thèse Univ. Paris.

VOIGT P.W. et BASHAW E.C., 1972 - Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*. Crop. Sci. 12 : 843-847.

WARMKE H.E., 1951 - Cytotaxonomic investigations of some varieties of *Panicum maximum* and *P. purpurascens* in Puerto Rico. Agron. J. 43 : 143-191.

WARMKE H.E., 1954 - Apomixis in *Panicum maximum*. Amer. J. Bot. 41 : 5-11.

de WET J.M.J., 1968 - Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies. Evolution, 22 : 394-397.

de WET J.M.J., 1971 - Reversible tetraploidy as an evolutionary mechanism. Evolution, 25 : 545-548.

de WET J.M.J. et HARLAN J.R., 1970 - Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium*. Evolution, 24 : 270-277.

WINKLER H., 1908 - Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei Bot. 2, Jena : 293-454.

YOUNG B.A., SCHERWOOD R.T. et BASHAW E.C., 1979 - Cleared pistil and thick sectioning techniques for detecting aposporous apomixis in grasses. Can. J. Bot. 57 : 1668-1672.

RESUMÉ

Panicum maximum est une Graminée fourragère originaire d'Afrique de l'Est. Cette espèce forme un complexe agamique, comprenant des formes diploïdes sexuées et des formes polyploïdes - surtout tétraploïdes - apomictiques. L'apomixie du *Panicum maximum*, comme pour la plupart des Panicoïdées, est le résultat d'une aposporie et d'une parthénogénèse pseudogame.

Aposporie : les sacs embryonnaires sont issus d'une cellule somatique, non réduite. Après deux divisions mitotiques, un sac embryonnaire à 4 noyaux est formé. Il comprend une oosphère, deux synergides et un unique noyau polaire. Ce type de sac se distingue aisément du type sexué qui comprend deux noyaux polaires et des antipodes, comme le type *Polygonum* classiquement décrit.

Parthénogénèse pseudogame : la graine apomictique se compose d'un embryon, issu du développement de l'oosphère non réduite mais sans fécondation, et d'un albumen, résultat de la fécondation du noyau polaire. La méiose pollinique n'est pas perturbée chez les apomictiques, de telle sorte que le pollen produit est normalement réduit et viable.

Formes sexuées et formes apomictiques de *Panicum maximum* se distinguent donc par la structure de leurs sacs embryonnaires comme par la structure de leurs descendances : les plantes apomictiques présentent des sacs à 4 noyaux, très généralement dans des ovules à sacs multiples, et des descendances homogènes ; les plantes sexuées ne présentent qu'un sac embryonnaire par ovule, à 8 noyaux, et des descendances très hétérogènes. Les techniques d'éclaircissement associées à l'observation en contraste de phase, permettent de déterminer la nature sexuée ou apomictique des plantes étudiées de façon très rapide. Les analyses de descendances, qui ne permettent pas un débit comparable, n'ont été utilisées que comme contrôle périodiques des analyses cytologiques.

Le traitement à la colchicine des formes diploïdes sexuées à conduit à l'obtention de tétraploïdes entièrement sexués qui ont pû être utilisés comme parents femelles dans des croisements sexués x apomictiques. L'analyse embryologique des descendances ainsi réalisées nous a permis de préciser la nature de l'apomixie du *Panicum maximum*, et l'hérédité de ses modes de reproduction.

1. Gamétogénèses apomictique et sexué

Les formes apomictiques de *Panicum maximum* peuvent présenter trois types d'ovules : des ovules à un seul sac, à 4 noyaux ; des ovules à sacs multiples, largement les plus fréquents ; des ovules à un seul sac, à 8 noyaux. Les deux premiers types sont assimilables (structures aposporiques), les ovules à sacs multiples ne montrant que très exceptionnellement un sac à 8 noyaux en position favorable par rapport aux sacs à 4 : les sacs d'origine sexuée sont plus petits et rejetés loin du pôle micropylaire. Les ovules à sac unique à 8 noyaux traduisent un potentiel de sexualité des plantes apomictiques. Chez les plantes collectées dans la nature, ou introduites à partir des stations agronomiques, ce potentiel varie de 0 à 67 pour cent, mais il est en moyenne assez faible (8,1% pour plus de 8000 ovules observés).

Les formes sexuées de *Panicum maximum* dont on prélève des fleurs au même moment présentent de nombreux ovules dans lesquels aucun sac n'est encore complètement formé, avec des stades intermédiaires observables, à un, deux ou quatre noyaux. Les autres ovules ont un sac unique, à 8 noyaux.

Les figures de compétition entre sacs observées dans les ovules à sacs multiples, et l'existence de nombreux ovules sans sac mature (structure différente de la structure de stérilité quelquefois observée) mettent en évidence une différence très nette dans la chronologie de développement des deux types de sacs : l'initiation des cellules somatiques précède le développement sexué normal. Le développement précoce des sacs aposporiques a été observé chez d'autres espèces de Panicoïdées aposporiques.

Les observations embryologiques réalisées montrent que le processus aposporique ne remplace pas le processus sexué normal. Sexualité et aposporie apparaissent comme deux processus indépendants. L'aposporie n'est pas une alternative allélique de la sexualité, mais un processus qui se rajoute à la sexualité déjà existante.

2. Potentiel de sexualité et variation des descendances

Le taux d'ovules à sac unique à 8 noyaux des formes apomictiques et le taux de plantes morphologiquement différentes du type maternel - ou hors-types - dans les descendances sont généralement très différents : si le premier varie de 0 à 30 pour cent pour la plupart des plantes étudiées, le second, dans le même temps, varie de 0 à 5% seulement. La différence apparaît être le résultat d'une sélection. Dans des conditions favorables, il est possible d'augmenter le taux des hors-types jusqu'à un niveau proche du taux d'ovules à sac à 8, mais alors

de nombreuses plantes hors-types de très faible vigueur sont observées, plantes qui sont toutes éliminées dans des conditions d'exploitation agranomique.

Bien que présentant très généralement un faible potentiel de sexualité au niveau embryologique, les formes apomictiques de *Panicum maximum* se comportent comme des apomictiques obligatoires dans les conditions agronomiques.

3. Polyploïdisation, haploïdisation et évolution

Les sacs embryonnaires d'origine aposporique (à 4 noyaux) peuvent, très exceptionnellement, faire l'objet d'une double fécondation, et donc donner naissance à des plantes hors-types hexaploïdes (2n=48). Le taux très faible de plantes à 48 dans les descendances apomictiques traduit une très forte liaison entre aposporie et parthénogénèse.

Dans les descendances de croisements sexués x apomictiques, où les deux parents sont des tétraploïdes (2n=32) d'origines très différentes, des hybrides à 48, et même à 64, sont également observés. Les plantes sexuées utilisées ne présentent pourtant que des sacs embryonnaires à 8 noyaux. Ces mêmes plantes, utilisées dans des croisements avec des apomictiques génétiquement proches, n'ont donné que des descendants hybrides tétraploïdes.

Deux types de non-réduction - deux voies de polyploïdisation - sont ainsi observés chez *Panicum maximum*. Le premier est aposporique, et lié à une structure à 4 noyaux. Le second est de type diplosporique, et lié à une structure à 8 noyaux. L'expression du premier dépend d'un système génique, ce que nous analyserons plus bas. Le second est l'expression d'une distance génétique entre les parents utilisés.

Des haploïdes de deux types ont été observés dans les descendances. Les plus nombreux ont été obtenus dans les descendances du T19, clone introduit de Tanzanie, morphologiquement intermédiaire entre *Panicum maximum* et *P. infestum* Anders. Ces dihaploïdes (=issus de tétraploïdes) sont tous stériles et de vigueur réduite. Deux d'entre eux ont pu faire l'objet d'une analyse embryologique. La plupart de leurs ovules sont stériles ; ceux qui possèdent un sac embryonnaire formé sont du type aposporique.

Le deuxième type de dihaploïde est constitué de plantes très vigoureuses et entièrement sexuées. Deux sont issus directement du développement parthénogénétique de gamètes réduits de plantes sexuées. Deux autres proviennent d'un hybride apomictique à fort taux de sexualité.

De ces observations, associées à celles déjà effectuées par Combes (1972) et Pernès (1972), on peut conclure que la voie principale d'évolution du complexe agamique passe par les étapes suivantes :

1. hybridations intraspécifiques 2x sex x 4x apo
   → apparition de la sexualité au niveau 4x (produit de la non-réduction de certains sacs à 8)
   → nouveaux tétraploïdes apomictiques.

2. hybridations intraspécifiques 4x sex x 4x apo
   → nouveaux 4x apomictiques, dont quelques formes à fort taux de sexualité
   → dihaploïdes sexués.

3. hybridations interspécifiques avec *P. infestum*
   → nouveaux 4x apomictiques
   → plantes apomictiques à fort taux de sexualité

4. hypersexualité chez quelques hybrides apomictiques
   a. autotétraploïdes → dihaploïdes sexués
   b. hybrides interspécifiques → dihaploïdes stériles

L'ensemble de ces processus permet la réalisation d'un cycle sexué diploïde-tétraploïde-dihaploïde, en contact avec les formes apomictiques, qui assure le maintien et l'évolution de la variabilité, tant dans l'ensemble des plantes diploïdes sexuées, que dans le vaste ensemble des formes apomictiques tétraploïdes.

4. Hérédité de l'aposporie - aptitude à former des sacs à 4

Les dix principaux types de descendances analysées, qui figurent dans le tableau ci-dessous, sont 1) les hybrides F1 de croisements sexués x apomictiques (S1 x A1), 2) les hybrides trois voies résultant du recroisement d'un hybride sexué F1 par un deuxième apomictique (S1 x A1) x A2, 3) les descendances d'autofécondation d'hybrides sexués F1, 4) les descendances d'autofécondation d'hybrides sexués trois voies, 5) les descendants du recroisement d'hybrides sexués F1 par leur parent apomictique (S1 x A1) x A1, 6) les descendants du recroisement d'hybrides sexués trois voies par leur deuxième parent apomictique (S1 x A1 x A2) x A2, 7) les descendants d'hybrides frère-soeur de type sexué x sexué, 8) les descendants d'hybrides frère-soeur de type sexué x apomictique, 9) les descendants du recroisement d'hybrides apomictiques par leur parent sexué S1 de départ, 10) les descendants autofécondés d'un hybride apomictique à fort taux de sexualité (analyse dans la population des hors-types).

types de descendances	pl. tot	apo observé	sex observé	apo théorique	sex théorique	chi2
1. hybrides F1	133	71	62	67	66	NS
2. 3 voies	279	135	144	139	140	NS
3. F1 autofec.	126	0	126	0	126	NS
4. 3 voies autof.	57	0	57	0	57	NS
5. backcross de F1	26	14	12	13	13	NS
6. backcross de 3 voies	170	73	97	85	85	NS
7. frère-soeur S x S	82	0	82	0	82	NS
8. frère-soeur S x A	60	26	34	30	30	NS
9. backcross d'apo	23	13	10	12	11	NS
10. hybrides A x A	71	53	18	53	18	NS

Tableau résumé des ségrégations observées dans les descendances et comparaison avec les ségrégations attendues dans l'hypothèse d'un modèle monogénique à aposporie dominante.

Tous les résultats observés sont en accord avec un modèle monogénique à aposporie dominante. Dans ce modèle, les diploïdes sexués de départ sont aa, les tétraploïdes sexués originaux aaaa, et les apomictiques utilisés Aaaa. Le modèle de génétique des populations présenté par Pernès (1971), et transposé au niveau tétraploïde, rend compte de la non observation de tétraploïdes sexués dans les populations naturelles et de la prédominance des structures génotypiques Aaaa parmi les plantes apomictiques.

Les résultats observés par les chercheurs américains sur *Panicum maximum*, et qui diffèrent de ceux que nous rapportons, correspondent probablement à une forme de sexualité différente de celle qui a été collectée dans les formes diploïdes. La sexualité des *Panicum* peut en effet dépendre d'un système génique simple, le gène A/a que nous avons mis en évidence, ou d'une évolution progressive du taux de sexualité chez des apomictiques, avec toute une série d'étapes liées à des systèmes géniques différents dont l'association en fin de sélection, chez une plante complètement sexuée, ne peut conduire au type de ségrégations simples que nous avons observées.

5. Hérédité de l'apomixie

L'apomixie, c'est l'association d'un processus de non réduction et d'un processus de non fécondation. Nous avons déjà signalé que l'aposporie et la parthénogénèse, dans le cas du *Panicum maximum*, étaient deux caractéristiques qui paraissaient étroitement liées.

Si l'on compare le taux de sexualité de 80 apomictiques de la collection et celui de 80 apomictiques hybrides, on constate que sauf rares exceptions le niveau de sexualité reste très bas après hybridation (en moyenne 5,8% pour près de 8000 ovules observés).

Ainsi, aposporie, parthénogénèse et faible taux de sexualité résiduelle semblent s'hériter simultanément. L'apomixie du *Panicum maximum* semble être déterminée par un système coordonné du type supergène ou linkat.

L'expression du gène A, étudié au niveau tétraploïde, semble perturbée aux autres niveaux de ploïdie. Les dihaploïdes (4) et les tétraploïdes (5) observés dans les descendances hybrides sont tous sexués. Les hexaploïdes (47) et les octoploïdes (5) observés dans ces mêmes descendances, sont tous apomictiques. Diverses hypothèses peuvent être envisagées pour rendre compte du phénomène observé. 1) hypothèse régulation : le passage d'un niveau de ploïdie au niveau de ploïdie supérieur peut s'accompagner d'une augmentation de l'activité enzymatique, mais aussi de modifications dans les équilibres d'activités, et d'activités nouvelles (Mears 1980). 2) hypothèse vitesse de développement : les cycles cellulaires des plantes sexuées sont directement corrélés quant à leur durée avec la teneur en ADN. Si un diploïde est sexué, ce peut être que la vitesse de développement à ce niveau de ploïdie permet la formation très précoce de sacs embryonnaires à 8 noyaux (et de pollen) que les sacs à 4 qui pourraient être initiés plus tard ne peuvent plus concurrencer. 3) hypothèse comportement méiotique : les méioses des plantes diploïdes sont très régulières, et le niveau des irrégularités augmente avec le niveau de ploïdie. Les plantes sexuées diploïdes sont donc viables, alors que les éventuelles plantes hexaploïdes sexuées sont contre sélectionnées du fait de leur instabilité chromosomique.

6. Utilisation de l'apomixie

L'apomixie gamétophytique offre un certain nombre d'avantages pratiques : la conservation indéfinie de la vigueur hybride associée à la propagation par graines, la simplification de la production grainière, l'augmentation du nombre de combinaisons géniques viables parmi lesquelles on peut sélectionner. Après avoir été un sujet d'intérêt académique, et surtout depuis les années 50, l'apomixie a donc fait de plus en plus l'objet d'études de la part des agronomes et sélectionneurs. Trois voies de recherches ont été développées :

a. sélection chez des espèces apomictiques. Chez les Graminées fourragères intertropicales qui possèdent des formes apomictiques, comme le *Panicum maximum*, apomixie et sexualité coexistent à l'intérieur de la même espèce. Dans tous les cas

étudiés jusqu'ici, il n'y a pas de problème important, des hybridations sont toujours possibles, et des hybrides apomictiques peuvent être facilement obtenus et sélectionnés.

b. transfert de l'apomixie aux céréales. Dans le cas des céréales, l'apomixie est à transférer à partir d'espèces sauvages plus ou moins éloignées génétiquement de l'espèce cultivée. Les schémas classiques de sélection par recroisements successifs sont à optimiser par une étude préalable de la variabilité génétique du complexe d'espèces intéressé, pour aboutir à un choix raisonné des combinaisons à réaliser. Les recherches en cours chez le Maïs et chez le Mil, qui sont parties d'un nombre de combinaisons géniques très restreint, ont tout de même abouti à des résultats très encourageants.

c. la sysnthèse. Pour des espèces où il est difficile de trouver une source d'apomixie utilisable, on peut chercher à recombiner des aptitudes à la non-réduction et à la parthénogénèse. C'est ce qui est tenté actuellement chez la pomme de terre et chez l'Orge.

Conclusions

Des efforts considérables sont actuellement consentis pour la mise au point et l'utilisation de techniques de multiplication végétative in vitro. Et ce sans qu'aucune certitude puisse être donnée quant à la conformité des plantes régénérées et/ou de leur descendances. L'apomixie - ensemble des processus naturels qui aboutissent à une multiplication conforme - existe chez de nombreux végétaux. Notre analyse montre qu'il peut s'agir de processus au déterminisme très simple, et donc facilement utilisables. Entre la multiplication in vitro, et la multiplication conforme naturelle, par voie de graines, un choix a été fait au niveau de la recherche agronomique. Qui n'est certainement pas justifié dans le cas des Graminées.

Le gène A semble permettre la réalisation de l'ensemble du processus apomictique. Les structures héréditaires directement liées aux différentes composantes de l'apomixie, considérées séparément, peuvent être abordées au travers d'une étude approfondie des plantes que nous avons classées comme anormales - haploïdes ou polyploïdes. Le syndrome de l'apomixie est aussi à replacer dans l'ensemble du génome, après une recherche intensive de marqueurs. Parmi les caractéristiques liées au gène A, la stérilité qui ne s'exprime qu'au niveau diploïde reste un point à expliquer. En l'état actuel de nos connaissances, *Panicum maximum* apparaît comme matériel tout à fait exceptionnel pour une étude approfondie de l'apomixie comme exemple d'un ensemble intégré de structures héréditaires.

Un vers d'un poème chinois dit
Et toujours un pouce de passion devient un pouce de poussière.